J. BRAUN BLANQUET

FITO SOCIOLOGIA

BASES PARA EL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES





FITO SOCIOLOGIA

BASES PARA EL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

FITOSOCIOLOGIA

BASES PARA EL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

J. BRAUN-BLANQUET

Director de la Estación Internacional de Geobotánica Mediterránea y Alpina (SIGMA), Montpellier

Traducido por

JORGE LALUCAT JO

Doctor en Ciencias Biológicas

Revisado por

J. ORIOL DE BOLOS CAPDEVILLA

Catedrático de Fitografía y Ecología Vegetal
Universidad de Barcelona



Rosario, 17 - Madrid-5

Colección dirigida por:
JUAN DIEGO PEREZ

Diseño de cubierta:
ALFREDO CRUZ

Título original:
PFLANZENSOZIOLOGIE. GRUNDZÜGE DER VEGETATIONSKUNDE

Impreso en España - Printed in Spain

ISBN 84-7214-174-8

Depósito legal: M. 19937-1979

Impreso por:
Selecciones Gráficas - Carretera de Irún, km. 11.500 - Madrid (1979)

INDICE

Páginas

CAPITULO CUARTO

SINECOLOGIA ETOLOGICA

CAPITULO SEPTIMO

DISTRIBUCION DE LAS COMUNIDADES (SINCRONOLOGIA)

PROLOGO A LA EDICION ESPAÑOLA

El extraordinario adelanto que se ha producido en lo que va de siglo respecto al conocimiento de la vegetación ha tenido en el doctor J. Braun-Blanquet uno de sus impulsores más destacados. Sin su clarividencia y sin el esfuerzo que él ha sostenido a lo largo de muchos decenios la Geobotánica mundial no sería lo que es, y probablemente no se hubiera construido el ingente sistema de datos e interpretaciones que constituye el cuerpo de la Fitosociología. En particular la vegetación de Europa y de las regiones próximas se conoce ya en estos momentos con notable profundidad y con gran riqueza de detalles. Si se compara el nivel de conocimientos actual con el que existía a principios de siglo se ve que los separa un abismo. Ello se debe en gran parte a los trabajos de Braun-Blanquet y sus discípulos.

Josías Braun-Blanquet nació en Coira (Grisones, Suiza) en 1884. Muy pronto se destacó por su penetrante visión de la problemática de la ciencia de la vegetación y por su admirable fuerza de captación de las complejas realidades que nos ofrece la naturaleza. Ya en las primeras décadas del siglo XX pasó a ser el timonel indiscutible de la escuela medioeuropea de Geobotánica, a la que convirtió en una de las vanguardias más activas de la Botánica moderna. Su residencia en Montpellier le llevó a extender a la región mediterránea de Europa y Africa su campo de trabajo, que inicialmente se centraba en los Alpes. En la vida de Braun-Blanquet teoría y práctica han ido siempre íntimamente unidas. Así, mientras él iba perfilando cada vez con trazos más firmes su doctrina geobotánica, se afanaba al mismo tiempo en el análisis e interpretación de multitud de finos detalles de la vegetación concreta, en el extenso espacio que va desde Escandinavia al Sáhara.

En 1928 apareció la primera edición de Pflanzensoziologie, *obra que ha sido el texto teórico en el que se han apoyado varias generaciones de investigadores geobotánicos de una gran parte del mundo. Dicho texto, algo ampliado, fue traducido al inglés en 1932 y poco después al castellano, en la Argentina. Una segunda edición alemana apareció en 1951; la tercera, a la que corresponde la presente traducción, fue publicada en 1964, cuando su autor cumplía la respetable edad de ochenta años. A pesar de ello, la gran vitalidad de Braun-Blanquet, que se manifiesta aun en el momento actual, cuando el maestro roza ya los noventa y cinco años, le permitió enriquecer el texto con una gran cantidad de nuevos datos, lo que determina que la extensión del mismo sea muy superior a la de las ediciones anteriores. Asimismo Braun-Blanquet se ocupó personalmente de la corrección de pruebas y demás detalles de la edición. En aquellos puntos en que, a juicio del autor, la complejidad de la ciencia actual hacía difícil para él seguir en de-*

talle el avance de los conocimientos, la colaboración de eminentes especialistas coadyuva a dar valor a la obra.

En el momento presente son muchos los fitosociólogos que conocen la lengua castellana y pueden usar un libro escrito en la misma. Para una parte considerable de ellos el texto alemán resulta de comprensión difícil y las antiguas ediciones inglesa y castellana son prácticamente inasequibles. La traducción de la tercera edición del tratado fundamental de Braun-Blanquet les permitirá profundizar en los criterios metodológicos y esperamos que contribuirá a que surjan nuevas líneas de trabajo. Hay que confiar especialmente en que no habrá sido inútil el esfuerzo de Braun-Blanquet encaminado a hacer comprender que la Fitosociología no debe ser una ciencia meramente enumerativa, que podría degenerar fácilmente en un verbalismo con escaso contenido, sino que tiene que orientarse hacia la consecución de una amplia síntesis de conocimientos comprensiva de todos los aspectos de la constitución y funcionamiento de las comunidades vegetales, así como de sus relaciones con el ambiente.

ORIOL DE BOLÒS

Barcelona, primavera de 1979

PREFACIO

Han pasado ya treinta y seis años desde la aparición de la primera edición de este libro. En Sudamérica se tradujo al español, y la traducción inglesa de la primera edición, aparecida en Nueva York en 1932, se ha reimpreso hace poco por quinta vez.

Brillantes aplicaciones en los prados, cultivos, matorrales y bosques, así como la cartografía de la vegetación, cuya importancia es indudable y se halla en expansión por todas partes, han otorgado a la Fitosociología un magnífico campo de acción teórico y práctico.

Se crean cátedras de Fitosociología y puestos de investigación. Están a la orden del día los simposios para tratar y estudiar críticamente cuestiones importantes. Obras de síntesis dan actualmente una visión de las comunidades vegetales de grandes regiones de la Tierra en su dependencia frente al ambiente.

Varias concepciones quizá incipientes en la edición anterior de este tratado se han afirmado, otras importantes se han añadido y nuevas cuestiones acuciantes están actualmente a discusión.

Nuestras ideas básicas, defendidas en nuestra primera edición, y desde 1913, se han mantenido en principio iguales y pudieron elaborarse más.

El camino paralelo iniciado hace decenios junto con las ciencias próximas: Edafología, Bioclimatología, Fisiología, Ecología, Zoología, Geografía, Palinología, Arqueología, y con la práctica de la técnica de los cultivos, la Agricultura, la Silvicultura y la técnica Hidrológica, se ha mostrado como muy prometedor, y va ganando cada vez más importancia.

Conduce no obstante a una inesperada ampliación y profundización del campo de trabajo y de sus problemas, lo que obliga a una creciente especialización.

Esta circunstancia me ha inclinado a solicitar la colaboración de algunos colegas.

El capítulo de Edafología fue puesto al día por el profesor R. BACH del Instituto de Agricultura Química de la Escuela Técnica Superior Federal de Zürich.

El profesor Dr. F. FIRBAS† (Göttingen), ya enfermo, se encargó de revisar y corregir el capítulo de análisis polínico.

El profesor Dr. O. STOCKER y el profesor Dr. O. L. LANGE (Darmstadt) tuvieron la amabilidad de revisar críticamente los capítulos de los factores climáticos y del funcionalismo de las comunidades.

El capítulo acerca de la Sincorología ha mejorado gracias a una profunda discusión con el profesor Dr. J. SCHMITHÜSEN (Saarbrücken).

Me han ayudado una serie de colegas y antiguos discípulos mediante notas escritas, comunicaciones, colaboración en las correcciones, o de algún otro modo.

Cito a: profesor Dr. E. AICHINGER, Klagenfurt; Dr. J. J. BARKMANN, Wijster; Dra. G. BRAUN-BLANQUET, Dr. E. FURRER, Zürich; profesor Dr. K. HÖFLER, Viena; Dr. L. ILIJANIC, Zagreb; profesor Dr. R. MOLINIER, Marsella; H. NIKLFELD, Viena; A. R. PINTO DA SILVA, Sacavem; asistente R. SUTTER, Montpellier; profesor Dr. R. TÜXEN, Stolzenau; profesor Dr. O. H. VOLK, Würzburg; profesor Dr. G. WENDELBERGER, Viena; T. WRABER, Ljubljana; Dra. K. ZAHRADNÍKOVÁ, Bratislava. Mi agradecimiento a todos los que me han ayudado.

El Fondo Nacional Suizo para la Promoción de las Ciencias me ha dado una ayuda para esta nueva revisión, y también el Centre National de la Recherche Scientifique en París ha colaborado gracias a la intervención del profesor L. EMBERGER. A ambas instituciones les debo agradecimiento.

Por último, quiero dar las gracias a la editorial Springer en Viena, al señor senador OTTO LANGE y a su equipo de colaboradores por la comprensión de mis deseos y por la excelente presentación del libro.

J. Braun-Blanquet

Montpellier, Pascua 1964
Station Internationale de Géobotanique
Méditerranéenne et Alpine

INTRODUCCION

COMUNIDAD VEGETAL Y BIOCENOSIS

El final del siglo pasado y el inicio del presente se han caracterizado por ser un período analítico, al revés que el período posterior que es más sintético, ya que reúne bajo nuevos puntos de vista los hechos ya investigados y descubre las relaciones más profundas.

Nuevos campos de la ciencia se abren como grandes ríos que reciben sus aguas de todas partes y se extienden y fructifican. Basta con pensar en la Pedología, la ciencia que estudia los suelos, cuyos orígenes se encuentran en las tierras bajas de Europa oriental; éste es también el caso de la Fitosociología, en cuya constitución como ciencia independiente ha participado en gran parte la región de los Alpes, especialmente Suiza.

La Fitosociología, tal como hoy la entendemos, constituye una parte muy significativa de la Biosociología, ciencia básica que considera e investiga los resultados de muchos campos de la ciencia desde un punto de vista muy determinado, el de la vida en común de los organismos.

La investigación biosociológica se ocupa principalmente de las comunidades vegetales, relativamente estables, ligadas al lugar de crecimiento, enraizadas y fijadas; las comunidades animales son, en cambio, poco estables y se han estudiado con menor atención. Resulta, por tanto, comprensible que las primeras se conozcan significativamente mejor que las comunidades animales y que los zoólogos deriven en gran parte su material de trabajo de la Fitosociología y que se basen muchas veces en los tipos de vegetación determinados por los fitosociólogos para delimitar sus poblaciones. Esto tiene también un aspecto positivo, ya que sólo así cabe esperar el que podamos obtener mayores conocimientos de la comunidad de organismos que incluye a plantas y animales (biocenosis). Un zoólogo (GISIN, 1947), que ha investigado la fauna de colémbolos de comunidades vegetales alpinas, encuentra aquí «un parallélisme frappant qui parle en faveur de la méthode biocénotique partant des groupments végéteaux autotrophes» *.

El nombre de Fitosociología (Sociología vegetal) se ha criticado muchas veces por motivos idiomáticos y científicos.

Si no se acepta tampoco la comparación con la Sociología en el sentido que le da AUGUSTE COMTE, permanece sin embargo un paralelismo muy claro entre las comunidades humanas y las naturales, tal como ha expuesto convincentemente OOSTING (1957). OOSTING ve la diferencia principal entre ambas en que

* «Un paralelismo sorprendente que aboga por el método de la biocenosis partiendo de las agrupaciones vegetales autótrofas» (en francés en el origina). (*N. del T.*)

las comunidades vegetales, al contrario que la humana, están sometidas irremediablemente a las leyes de la naturaleza, que no pueden utilizar ni variar. ZIMMERMANN (1931) encontró ya un paralelismo entre la Sociología Humana y la Vegetal partiendo de resultados empíricos de la Fitosociología.

El término fitosociología se ha incorporado de tal manera al lenguaje científico, por lo menos en el hemisferio occidental, que ya no puede pensarse en una sustitución por otro, como podría ser «Fitocenología».

Igual que en la Sociología empírica, la personalidad es el punto de partida de todas las consideraciones como unidad básica de los sucesos sociales, la planta aislada debe considerarse como la unidad última en todas las consideraciones fitosociológicas.

El carácter de comunidad que se manifiesta en las interrelaciones entre los organismos constituye un fenómeno social; de la acción conjunta de los organismos resulta el proceso social (véase también PRENANT, 1934, págs. 51-52). En frente a los seres aislados, la comunidad presenta una existencia totalmente particular y con condiciones vitales características.

Partiendo de esta base filosófica, puede dividirse a la Biología en:

la ciencia de los seres aislados (Idiobiología) y
la ciencia de las comunidades de seres vivos (Biosociología, Bioecología, CLEMENTS y SHELFORD, entre otros). En relación con la Botánica debe diferenciarse: la ciencia de las plantas aisladas (Fitología, ALECHIN, 1935) y la ciencia de las comunidades vegetales (Fitosociología).

La Fitosociología estudia las agrupaciones de plantas, sus interrelaciones y su dependencia frente al medio ambiente vivo e inanimado.

Cada ion de una solución nutritiva influye sobre todos los demás e igualmente todos los individuos que viven conjuntamente actúan de algún modo sobre los demás, lo mismo que actúan sobre ellos las influencias externas. El sentido e intensidad de esta acción sobre la planta son distintos según la comunidad en la que se halle incluida.

Principales problemas de la Fitosociología. La Fitosociología abarca todos aquellos fenómenos e investigaciones que afectan a la vida en comunidad de las plantas. Sus principales problemas a investigar son:

1. ¿Cómo están constituidas las comunidades particulares y cómo pueden clasificarse? (Fitosociología Estructural y Taxonómica.)
2. ¿Cuáles son los factores ambientales que determinan la comunidad y cómo actúan sobre ella? (Sinecología.)
3. ¿Cómo se han formado las comunidades y qué será de ellas? (Sindinámica, historia de las comunidades.)
4. ¿Cómo se distribuyen espacialmente las comunidades? (Sincorología.)

Las comunidades de seres vivos que pueden incluirse bajo el concepto de biocenosis están íntimamente ligadas con la Fitosociología y sus problemas.

Comunidad vegetal y biocenosis. Lo mismo que no puede hablarse de una separación total entre los conceptos de planta y animal, tampoco puede considerarse a la comunidad vegetal como una unidad vital cerrada e independiente. Las comunidades vegetales están más o menos ligadas al reino animal por innumerables interrelaciones y forman junto con las animales una comunidad de organismos independiente o biocenosis.

Desde el momento en que se puedan demostrar relaciones de dependencia

entre seres vivos vegetales y animales unidos espacialmente, podrá hablarse de biocenosis, aunque con ello no se indique todavía nada acerca de la intensidad de esta interdependencia.

Las comunidades vegetales están fijas en un determinado lugar y ello las convierte en el marco natural de las biocenosis compuestas por plantas y animales. Los animales están menos ligados a un determinado lugar y dependen, por tanto, menos de las influencias del medio ambiente que la vegetación, la cual abandonada a sí misma va siguiendo unas tendencias de desarrollo determinadas por el clima que la aproximan progresivamente a una comunidad final determinada por el clima (tendencia a la clímax). El hecho de que la vida animal dependa directa o indirectamente de la vegetal hace que los animales y sus comunidades deban acomodarse dentro de lo posible en el marco fijo de las comunidades vegetales que les proporcionan protección y alimento.

Así se abre la posibilidad de estudiar la vida en común de todos los organismos dentro de un espacio limitado de pequeña extensión y de conocerlos mejor a través de sus interrelaciones. La división del trabajo es imprescindible en el estudio de las biocenosis, resultando más sencillo si la comunidad vegetal es profundamente conocida, y si se ha realizado el estudio de todas las particularidades del ambiente pueden emplearse ambas direcciones de trabajo. Cualquier investigación de una unidad de vegetación determinada mayor o menor puede ampliarse sin más a una biocenosis y contribuye a un mejor entendimiento de las condiciones de vida de la comunidad, que son extremadamente complicadas.

El reconocimiento de la disposición de los animales y sus comunidades en el interior de agrupaciones de organismos espacialmente bien delimitadas (biocenosis) ha realizado en el último decenio grandes progresos. Debemos agradecer a Rabeler (1960) una revisión crítica que aporta bastante para la aclaración de los conceptos.

Simposio de Biosociología. La importancia que alcanza la vida en comunidad de los organismos quedó bien expresada en el Simposio de Biosociología de Stolzenau por muchas comunicaciones, que ha recopilado E. Poli (1961).

Se discutieron intensamente las relaciones entre comunidades vegetales y animales; una serie de investigadores presentaron comunicaciones aún no publicadas. Se afirmó la idea de que la base más apropiada para la comprensión de las biocenosis se encuentra en las comunidades vegetales. Lohmeyer y Rabeler discutieron ante el ejemplo del *Querco-Carpinetum* la complejidad biosociológica de las comunidades forestales con elevado grado de organización, ya que están constituidas por diversas biocenosis superpuestas (estratocenosis).

La comprensión y delimitación del conjunto de la biocenosis se ven, sin embargo, dificultadas en gran manera por la determinación de los animales pequeños. Requiere esta última la colaboración de especialistas de distintos grupos de animales, que no siempre es fácil de conseguir. Hasta ahora ha habido que limitarse la mayoría de las veces al estudio de determinados grupos de animales en sus relaciones con las comunidades vegetales dadas.

Faber (en Br-Bl., 1931) indica ya en 1931 la buena coincidencia que existe entre la distribución de los ortópteros y las comunidades de pastizales secos, particularmente en el *Xerobrometum* de Hegau.

Meylan (1934) estudió la avifauna de las comunidades vegetales más importantes del macizo central francés.

Nadig (1942) ha caracterizado la asociación de *Crotoneuron* y *Arabis belli-*

difolia de los arroyos de agua calcárea del Parque Nacional Suizo a través de una determinada comunidad animal en la que predominan especies crenobiontes y crenófilas.

Las investigaciones de GISINS (1947) acerca de las comunidades de apterigotas (Colémbolos, Proturos, Dipluros) se refieren también a las biocenosis de los parques nacionales suizos.

Dicho autor diferencia cinco conjuntos, cuya presencia va ligada a distintas unidades de vegetación de categoría superior. La comunidad de *Onychiurus zchokkei* y *O. burmeisteri* va con comunidades del orden *Thlaspietalia* y las de *Willemia anophthalma* con la de *Vaccinio-Piceetalia*, etc.

MÖRZER-BRUYNS (1947) describe la fauna de moluscos en las comunidades vegetales de Grossel (Holanda) atendiendo al número de individuos, sociabilidad, vitalidad y periodicidad de las especies, de lo que se deduce que las distintas asociaciones vegetales albergan una fauna de moluscos bastante diferenciada en su composición efectiva, número de individuos, etc. Los requerimientos ecológicos de los moluscos vienen condicionados en gran manera por la comunidad vegetal. Hay especies estenoicas que sólo se presentan en comunidades muy determinadas, otras que tienen un óptimo en ciertas asociaciones o alianzas y otras que están en muchas comunidades.

HÖSSLEIN (1948) investigó de un modo semejante las comunidades de moluscos de prado alpino en Allgäu.

KÜHNELT (citado en SCHEERPELTZ-HÖFLER, 1948) buscó las relaciones entre comunidades de plantas y animales en Carintia. Da listas de insectos que se encuentran únicamente en hayedos, sólo en el bosque planifolio mixto ilírico (*Orno-Ostryon*), sólo en el bosque de roble y carpe y sólo en el bosque de abeto rojo, o bien otros que se presentan tan sólo de forma excepcional en otras comunidades de bosques. El trabajo de SCHEERPELTZ y HÖFLER es digno de tenerse en cuenta y trata también de la unión sociológica de los coleópteros a los pequeños biótopos de los distintos hongos.

VERDIER y QUÉZEL (1951) estudiaron las relaciones entre comunidades de plantas y de coleópteros en la zona costera del Languedoc, encontrando que las comunidades de coleópteros que habitan en los tres cinturones de arbustos halófitos alrededor de las lagunas corresponden casi con exactitud a las tres principales asociaciones del orden *Salicornietalia*. Esta coincidencia deja de existir, sin embargo, en la zona pantanosa de agua dulce.

Por el contrario, aquí se da también una cierta coincidencia en un plano superior, de órdenes y clases, lo mismo que en las comunidades de las dunas investigadas por RIOUX (1958) desde el punto de vista zoológico. De acuerdo con la exposición de RIOUX, cabe esperar que el *Ammophilion* de las dunas albergue una fauna específica de coleópteros.

H. FRANZ (1943), con la colaboración de muchos especialistas, ha estudiado profundamente las relaciones zoosociológicas de una zona mayor, la correspondiente al grupo del Grossglockner en los Alpes orientales. Dentro de cada uno de los pisos de vegetación aparecen claramente diferenciadas entre sí distintas comunidades de animales pequeños, que están ligadas a determinadas condiciones del ambiente y cuyas asociaciones se diferencian, entre otros criterios, por especies características particulares. La asociación de *Alnetum viridis*, que se extiende a lo largo del límite superior de los bosques en los Alpes, se distingue por tres especies características (los coleópteros *Omalium ferrugineum*, *Quedius cincticollis* y *Tachinus latiusculus*) que se presentan con gran fidelidad o, por lo menos, como especies electivas. Tal como cabría esperar, pueden presentarse

varias asociaciones de animales en la misma asociación vegetal, o bien puede extenderse la misma comunidad animal a varias asociaciones vegetales.

Ya que actualmente se conoce la ecología de muchas comunidades vegetales, por lo menos a grandes rasgos, es posible desentrañar más profundamente las condiciones de vida de los animales unidos a ellas. Cada avance, cada profundización en el estudio fito- o zoosociológico conduce *eo ipso* también a un mejor conocimiento de las biocenosis.

Las biocenosis submarinas poseen un gran interés, incluso desde el punto de vista práctico. Pero si se dejan aparte las comunidades de las plantas, es difícil llegar hasta ellas. De un modo muy detenido se ocupa de ellas ROGER MOLINIER (1960, véase pág. 172).

La delimitación de las biocenosis no es ninguna tarea fácil, aunque sólo sea por los frecuentes cambios de lugar de la población animal y porque los animales pasan sus fases de desarrollo frecuentemente bajo condiciones de ambiente muy diferentes.

Aún más, las biocenosis, como realidades que se dan en la naturaleza, pueden coincidir conceptualmente con unidades sociológicas del más distinto nivel. Puede tratarse de sinusias, subasociaciones, variantes, de determinados estratos aéreos o subterráneos, pero también puede tratarse de unidades de categoría superior, lo mismo que de complejos de comunidades.

La relación entre grupos de animales y comunidades vegetales es unas veces muy estrecha y otras muy laxa, pero de todos modos es siempre de tal forma que puede hablarse de la vida en común constante de determinados conjuntos animales y determinadas plantas o comunidades vegetales.

En el caso de las comunidades de seres que viven en suspensión en el aire o el agua, que se mantienen de un modo más laxo y son menos estables espacialmente, resulta más difícil la delimitación de biocenosis. Por ello, en general, se las considera en un sentido más amplio.

Uno de los pioneros de la sociología limnológica, MARGALEF, califica como biocenosis a un riachuelo o a un lago, y para una determinación más precisa de las unidades sociológicas se basa en las asociaciones que habitan el lago o el riachuelo, subordinando éstas a la biocenosis (véase pág. 180). Si se conocen las comunidades vegetales este proceso es más exacto y flexible que el que conduce a circunscribir las biocenosis mediante otros diversos criterios, unas veces ecológicos, otras topográficos y otras una mezcla de ambos, por lo que MARGALEF señala que el número de sistemas equivale aproximadamente al número de investigadores.

Determinadas comunidades animales dependientes, como las comunidades de coleópteros que habitan en hongos, pueden considerarse, tal como hace HÖFLER, como una «microbiocenosis» dependiente en el seno de la asociación del bosque que sería la «macrobiocenosis». Por último, una biocenosis puede estar constituida exclusivamente por organismos animales excluyendo a las plantas.

El fin de los esfuerzos de la Biosociología, el conocimiento desde todos los puntos de vista de las comunidades de seres vivos, sólo puede alcanzarse por una distribución apropiada del trabajo y una estrecha colaboración entre zoólogos y fitosociólogos.

Sinecosistema. TANSLEY (1935) denomina ecosistema a un complejo de comunidades de organismos limitadas espacialmente junto con su entorno inanimado. Son equivalentes los términos biocora (PALLMANN), holoceno (FRIEDRICHS)

y también de un modo aproximado el de biogeocenosis (SUKATSCHEW). Refiriéndonos a las biocenosis hablamos de sinecosistema.

El sinecosistema como unidad local de referencia constituye el marco de las biocenosis de cualquier orden, desde la sinusia hasta las comunidades dotadas de la más alta organización fisionómica y florística, que pueden estar bien íntimamente ligadas y con límites precisos, o bien relacionadas de un modo laxo, amplio y con límites difusos.

Si se intenta circunscribir espacialmente el concepto de un modo semejante al ecosistema de TANSLEY obtendríamos la siguiente definición:

Se entiende como sinecosistema un espacio vital fisiográficamente completo y climática, biosociológica (zoo- y fitosociológica) y biogenéticamente homogéneo, junto con su contenido animado e inanimado.

El sinecosistema incluye numeosas comunidades complejas, que están unidas entre sí, lo mismo que con el componente inorgánico del sistema, por múltiples interrelaciones.

A su comprensión y delimitación contribuyen en gran manera las unidades de vegetación concebidas desde el punto de vista de la Fitosociología. Dichas unidades constituyen también la mejor base para la delimitación de los sinecosistemas entre sí. Con la definición dada anteriormente queda el concepto, en lo que se refiere al espacio, suficientemente caracterizado como para servir de base a un complejo sinecológico de comunidades. Acerca de la interpretación fitosociológica del sinecosistema insistiremos más adelante (véase pág. 96).

CAPITULO PRIMERO

LAS BASES DE LA COEXISTENCIA VEGETAL

Las formas de coexistencia vegetal son muy variadas, pero no todas tienen valor de comunidad. Son fundamentalmente distintas a las formas de coexistencia animal, tal como las describe DEEGENER (1918), basándose en ESPINAS (1879). Una dicotomía entre uniones «accidentales», sin beneficio para el ser vivo individual, y «esenciales», con beneficio de los componentes aislados o una parte de ellos (DEEGENER), no es aplicable a las comunidades vegetales. En el reino vegetal no existen los principios de utilidad, división del trabajo, ayuda consciente o reunión de todas las fuerzas para alcanzar un fin común. Aquí reina sin límites la lucha por la existencia; ésta rige directa o indirectamente la mayoría de las manifestaciones de la vida social de las plantas [1].

En ello y en el distinto grado de fijación al lugar de crecimiento residen las diferencias principales más profundas entre las comunidades animales y vegetales.

Según su naturaleza hay que diferenciar dos formas principales de vida vegetal en común:

Relaciones de dependencia y de comensalismo. Como relación de dependencia debe considerarse la que exista en un consorcio vegetal, cuyos componentes dependen de algún modo unos de otros. Parásitos, epífitos y plantas que necesitan alimento vegetal muerto (plantas humícolas) o requieren un sostenimiento o protección manifiestan relaciones de dependencia. También se incluyen aquí las asociaciones de bacterios, hongos y algas entre sí y con plantas superiores (simbiosis, etc.).

La forma más estrecha de coexistencia vegetal es el parasitismo unilateral. El parásito depende del hospedador, mientras que éste último sólo sufre los daños. Los «verdugos» peligrosos pertenecientes a las familias de las Lorantáceas, Raflesiáceas, Orobancáceas, etc., son representantes muy conocidos de los parásitos vegetales unilaterales (Fig. 1).

Aún más peligrosos para las plantas superiores son los numerosos hongos parásitos, cuyo comportamiento con respecto al hospedador no depende únicamente de las condiciones externas, sino que en muchos casos influye también la asociación vegetal en que se encuentra el hospedador.

Naturalmente, se presentan todos los casos de transición de los parásitos obligados, a hemiparásitos (*Viscum*) y a la forma de vida libre.

En el parasitismo mutuo, cada uno de los organismos asociados proporciona

[1] Véase protección por vegetales, pág. 12.

alimento al otro (bacterios en los nódulos de leguminosas, consorcio de alga y hongo para dar un liquen).

El consorcio formado por alga y hongo proporciona beneficios a ambas partes implicadas; en este caso queda indeciso cuál de las partes recibe más beneficios de la otra. El hongo del liquen es la parte activa que da forma al conjunto y proporciona al alga un medio nutritivo apropiado. El hongo recibe del alga a cambio compuestos nitrogenados. Muchos líquenes adoptan unas formas semejantes a la de hojas dirigidas fototrópicamente hacia la luz, de modo que el alga verde puede aprovechar la luz para la asimilación, cuyos productos son aprovechados también por el hongo (véase TOBLER, 1925).



FIG. 1. Relaciones de dependencia en un soto de *Tamarix* en Oum er Rebia, Marruecos. *Cynomorium coccineum* (parásito de las raíces). *Ephedra* y *Lonicera biflora* (lianas). (Foto HOFFMANN-GROBÉTY.)

Se añade además la circunstancia de que entre el alga y el hongo se establece un intercambio de sustancias de crecimiento (vitaminas, hormonas). El alga puede proporcionar al hongo estos factores de crecimiento, que son imprescindibles para su desarrollo.

Lo decisivo es, sin embargo, que de la unión entre hongo y alga resulta un nuevo individuo que aparece como un organismo independiente en la competencia y que posee también una ecología específica. La independencia primitiva del alga y del hongo se pierde en favor del nuevo organismo (liquen) de mayor capacidad de competencia y con particularidades características.

Las investigaciones fisiológicas y bioquímicas indican que las relaciones simbióticas de las plantas tienen cierta analogía con las interrelaciones de otras unidades vivientes, lo que hace que BAAS-BECKING (1942) dé al concepto de simbiosis un contenido más amplio y en él incluya todas las interrelaciones de dependencia de las unidades de vida (células, tejidos, órganos, organismos). Estas relaciones pueden tener un carácter parasitario, mutualista o comensalista.

Baas-Becking da una visión de conjunto resumida de las relaciones de dependencia que en la realidad son muy variadas.

Pascher denomina sincianosis a la vida en común de cianofíceas con otros organismos. El helecho acuático *Azolla* se multiplica mejor si coexiste con *Anabaena* en una disolución sin nitrato que en una solución nutritiva sin *Anabaena*.

Los nódulos de las raíces de las leguminosas representan una unión de bacterios del suelo, inicialmente libres, con las raíces de las leguminosas. Los bacterios sufren una especie de reclusión en los nódulos de la raíz, que también se ha denominado «helotismo» (Frey-Wyssling, 1945). Los bacterios asimilan el nitrógeno elemental y son por ello importantes para el desarrollo de plantas superiores, sobre todo en suelos pobres en nitrógeno. Los bacterios de los nódulos parecen adaptados a las leguminosas para su buen desarrollo; pueden llegar a desaparecer de los suelos de cultivo si no se han plantado leguminosas durante mucho tiempo. Los nódulos de la raíz de *Alnus, Myrica* y Eleagnáceas son semejantes y están relacionados con actinomicetes.

También en las micorrizas, unión entre raíces de plantas superiores e hifas de hongos, se presenta una dependencia recíproca. Las ectomicorrizas requieren la presencia de una capa de humus y su desarrollo típico se alcanza tan sólo en suelos con un humus crudo ácido. Muchos basidiomicetes son importantes formadores de micorrizas; su micelio vive unido a raíces de árboles. Melin (1936) y muchos autores después que él han señalado la presencia paralela, muy marcada, de algunos basidiomicetes y determinados árboles o arbustos.

Las endomicorrizas se han señalado en muchas plantas; se hacen especialmente patentes en el caso de saprófitos que contienen poca clorofila o carecen de ella; son muy frecuentes en las orquídeas (*Neottia, Epipogium, Corallorhiza, Limodorum,* etc.). Dichos vegetales han perdido la autotrofia propia de las plantas verdes y obtienen el alimento orgánico con la colaboración de vitaminas a través de hongos filamentosos. Pero incluso las orquídeas verdes germinan y se desarrollan únicamente en presencia de los hongos de la raíz, de modo que la existencia de toda la familia parece depender de los hongos (para más detalles véase especialmente Burgeff, 1933). La planta superior es el hospedador, y el hongo de la raíz el que proporciona los nutrientes.

La coexistencia favorece a ambos simbiontes, y a pesar de su comportamiento antagónico, el organismo doble como unidad encuentra condiciones de vida más favorables que cada uno de los simbiontes por separado.

Los epífitos mantienen una relación de dependencia más débil en relación con las plantas que los sostienen (Fig. 2). No toman de ellas ningún alimento, sino que las utilizan simplemente como sustrato. Sólo si se presentasen de un modo desmedido podrían dificultar el desarrollo de la planta que los soporta. La mayoría de los epífitos se adhieren a la corteza y en las zonas frías y templadas de la Tierra son casi exclusivamente algas, líquenes o musgos, mientras que en los países cálidos y húmedos hay también helechos y fanerógamas, que constituyen comunidades muy bien delimitadas (las llamadas comunidades dependientes; véase pág. 111).

Went (1940) estudió la sociología de los epífitos de la selva virgen húmeda de Java y diferenció varias comunidades de epífitos bien caracterizadas y que en algún caso permitían incluso diferenciar especies de árboles muy afines.

Frey-Wyssling (1945, pág. 126) da un ejemplo muy ilustrativo del desarrollo de los epífitos en el llamado «verdugo de los árboles» en la pluviisilva tropical.

Las comunidades del humus de los árboles, que crecen sobre el humus for-

mado en las ramas a partir de restos animales y vegetales, son en gran medida independientes de la especie de árbol.

También se han descrito comunidades de epifilos en zonas cálidas y húmedas (véase pág. 112).

Tanto los parásitos como los epífitos y los epifilos, pero sobre todo los primeros, manifiestan una elección muy precisa del hospedador y en muchos casos están ligados a especies vegetales muy determinadas.



FIG. 2. Lianas (hiedra, *Hedera*) en un bosque de alcornoque (*Quercus suber*) en Tabarka. (Foto HUECK, Excurs. S.I.G.M.A.)

Existen además relaciones de dependencia entre simples saprófitos (sin micorriza) y su substrato. Puede demostrarse una serie continua de grados de relación más o menos intensa entre especies. Todas las clases del reino vegetal, desde bacterios, algas y hongos hasta los helechos y las fanerógamas presentan saprófitos de este tipo. Muchas especies están ligadas a materiales vegetales de desecho químicamente muy específicos.

Hay una comunidad de sulfobacterios muy específica y bien delimitada que se desarrolla sobre los restos de algas que se descomponen cada año en las orillas de las lagunas del sur de Francia. Las zonas de acúmulo de algas sostie-

nen una asociación determinada de *Thero-Salicornion;* en las almohadillas de *Sphagnum* prosperan gran número de hepáticas y fanerógamas ecológicamente muy adaptadas. Algunos bosques planifolios o de coníferas se caracterizan por formas de adaptación genotípicamente arraigadas (véase pág. 87). En cambio, las plantas humícolas de nuestros bosques viven siempre en relación con micorrizas (véase más arriba).



FIG. 3. *Humulus lupulus* trepando en un bosque de ribera de *Populus* en el Dniester. (Foto WALAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

Las plantas trepadoras, lianas en el sentido más amplio, presentan una dependencia frente a las plantas que crecen en altura tan sólo debida a su necesidad de soporte o a requerimientos de luz (Fig. 3). Vemos, pues, que estas plantas presentan unas necesidades menos directas con respecto a especies o agrupaciones vegetales con otras. Lo mismo sucede con los vegetales protegidos.

Bajo este concepto queremos reunir a todos aquellos vegetales que necesitan de la protección de otros vegetales o de comunidades vegtales. No son pocos; en ocasiones se reúnen en conjuntos ecológicos. Las plantas de sombra de los estratos inferiores de muchos bosques necesitan una protección frente a la luz, sobre todo en las regiones muy luminosas. Si desaparece el estrato arbóreo mo-

rirán muchas especies por acción de la iluminación. Los estratos superiores actúan también como protectores frente al frío, ya que hacen disminuir la irradiación nocturna y la temperatura mínima es menos acusada si se compara con la del terreno abierto. En las crestas venteadas incluso los arbustos enanos y las pequeñas matas de césped actúan como protectores frente al viento y la sequedad; naturalmente, las poblaciones de árboles y arbustos protegen mucho mejor. Los setos de *Argania spinosa* en forma de medio huevo de la costa occidental africana, al sur de Agadir, que está muy azotada por el viento, albergan a muchas plantas que sufren por el viento. Estas plantas no podrían mantenerse sin este escudo vegetal (Fig. 4). Sumamente eficaz es la protección que conce-



FIG. 4. Setos en forma de duna de *Pistacia lentiscus* con *Callitris quadrivalvis* en la llanura de Kasbah Fokohine, Marruecos. (Foto DAGUIN.)

den los arbustos espinosos a las plantas asociadas con ellos. En las laderas muy pastoreadas se encuentran con no poca frecuencia abetos rojos jóvenes, pinos o alerces protegidos por una corona de enebros. Resulta sorprendente que en las planicies entre Oudjda y Taourirt (Marruecos oriental) pobladas por cientos de miles de ovejas, los últimos restos arborescentes de *Pistacia atlantica* se presenten únicamente entre el enrejado de espinas del azufaifo (*Zizyfhus lotus*).

Este grupo de vegetales protegidos podría ampliarse fácilmente. Se encuentran en el último grado en el escalafón de dependencias. De todos modos, también pueden establecerse relaciones mutuas entre la planta protegida y la protectora. Un caso puede ser el de la planta protegida que modifique las condiciones del suelo favorable o desfavorablemente para la planta protectora (bosques anegados por invasión de esfagnos; formación de humus crudo a partir de la baja vegetación del bosque, lo que dificulta la regeneración natural de los árboles, y/o formación de condiciones húmedas favorables para las plantas en germinación a través de una capa de tierra fina o de musgos). Según SUKATS-

CHEV (*Esquisses phytosociologiques I,* 1921), los musgos *Pleurozium schreberi* e *Hylocomium proliferum* se desarrollan de tal manera en algunos sitios de la selva virgen junto al lago Baikal, que impiden la regeneración natural de los árboles, con lo que el bosque se va transformando en una comunidad de arbustos enanos con *Ledum palustre* y muchos musgos. Debe señalarse también un caso contrario; las espesas cubiertas de *Pleurozium schreberi* e *Hylocomium proliferum* de los bosques subalpinos no son en ningún modo perjudiciales para el bosque de *Pinus cembra,* sino favorables, aunque evitan la germinación y desarrollo del alerce. A través de la formación de humus crudo favorecen la acidificación del suelo y su podsolización y de este modo aseguran la existencia de una flora acompañante muy determinada, compuesta de pocas especies.



FIG. 5. Líquenes dendroides protegiendo la alfombra de *Loiseleuria* en lugares expuestos al viento en los Pirineos orientales, 2400 m. (Foto TCHOU y BR.-BL.)

Aún se conoce muy poco acerca de la importancia que pueda tener para la coexistencia de vegetales la secreción de sustancias, sobre todo a través de las raíces (véase *Alelopatía,* pág. 568).

La coexistencia de líquenes dendroides y arbustos enanos en el *Loiseleurio-Cetrarietum* de los puntos expuestos al viento de los Alpes y los Pirineos se basa en el favorecimiento mutuo.

La alfombra de *Loiseleuria* resiste la acción del viento más fuerte, incluso en los lugares sin nieve en invierno. Los líquenes dendroides están anclados con gran fuerza en el enrejado que forma el arbusto. Gracias a que sobrepasan en algunos centímetros a la alfombra de arbustos pueden cubrir y proteger los vástagos verdes en invierno de la abrasión de los agudos cristales de nieve. *Loiseleuria* hace posible la vegetación de líquenes, la cual protege a su vez al arbusto enano de la acción del viento. Es un ejemplo extremo de acción protectora mutua en las últimas fronteras de la vida (Fig. 5).

Las relaciones de dependencia tienen un papel importante en la vida de las comunidades vegetales, aunque no sean decisivas.

Esta función decisiva le corresponde más bien a la segunda forma importante de convivencia, el comensalismo.

Relaciones de comensalismo. Según VAN BENEDEN se entiende por organismos «comensales» a aquellos que participan separadamente en la competencia y cuya convivencia se basa en que aprovechan simultáneamente las distintas posibilidades de vida que ofrece un determinado lugar. «Le commensal est simplement un compagnon de table» *. Las relaciones entre los distintos comensales se basan en la lucha por el espacio, la luz y el alimento. La competencia se da entre comensales de la misma especie o cuando especies distintas tienen requerimientos semejantes o idénticos. Puede suceder también que los «compañeros de mesa» tengan requerimientos distintos, ya sea porque prefieran nutrientes diferentes, o bien porque sus órganos utilicen distintos niveles del aire o del suelo. En este caso se tratará de comensales de distinto tipo.



FIG. 6. Competencia por el agua. *Anabasis aretioides* en la estepa desértica de Ain Chair, Argelia meridional. (Foto DAGUIN.)

Las comunidades vegetales de menor grado de organización (plancton, algunas comunidades de líquenes y musgos) constituyen una mesa redonda en que todos los comensales son del mismo tipo. Por el contrario, todas las comunidades de elevado grado de organización están formadas por comensales de distinto tipo. Sólo éstas pueden utilizar completamente todas las posibilidades de vida de un lugar. Los estratos de arbustos enanos, musgos o líquenes de un bosque

* «El comensal es simplemente un compañero de mesa» (en francés en el original). (*N. del T.*)

toman sus nutrientes de los horizontes superiores y medios del suelo, mientras que el estrato arbóreo lo hace de los profundos, donde sus raíces entran en contacto con los organismos de las profundidades del suelo.

El comensalismo determina la competencia. Esta es tanto más intensa cuanto más semejantes sean los requerimientos de cada uno de los comensales y cuanto



FIG. 7. Competencia por el espacio: *Juniperus nana* recubre a la asociación de los líquenes silicícolas partiendo del borde de la roca. Loma granítica del Pic Carlit, 2400 m, Pirineos orientales. (Foto BR.-BL. y H. MEYER.)

más favorables sean para la vida vegetal las relaciones externas abióticas. De todos modos, no deja de presentarse en las comunidades abiertas de las estepas desérticas, ni en las de las grietas de las rocas en el piso alpino, ni en los pedregales (Figs. 6 y 7).

Siempre que pueda apreciarse la lucha por el espacio de germinación y de crecimiento, la luz, los nutrientes o la protección, existe competencia y se podrá hablar de vida social (véase el Cap. *Competencia,* pág. 538).

CAPITULO SEGUNDO

LAS UNIDADES BASICAS DE VEGETACION, SU ESTRUCTURA E INTERPRETACION

I. Composición específica y ordenación florística de las comunidades de plantas superiores

A) Análisis florístico estructural

Desarrollo histórico. El origen del término comunidad vegetal es muy antiguo. Los botánicos prelineanos ya conocían comunidades vegetales consideradas en un sentido amplio y ya el mismo LINNÉ habla de Pineta, Fruticeta, etc. De todos modos, no se llegó a delimitar y concretar el concepto de comunidad hasta el siglo pasado. En ello colaboraron sobre todo los investigadores que trabajaban en países montañosos: los HEER, LECOQ, SENDTNER, LORENZ, KERNER y SCHRÖTER. RÜBEL (1920) da una visión de conjunto muy clara acerca del desarrollo inicial de la Fitosociología.

La primera división y caracterización de comunidades vegetales basada en las características del ambiente se debe a HEER (1835) y a SENDTNER (1854). SENDTNER da una división de la vegetación según el hábitat en su obra monumental acerca de la vegetación de Baviera meridional. Esta división se ha utilizado durante mucho tiempo y muestra de ello es, entre otras, el tratado de WARMING-GRÄBNER sobre Fitogeografía Ecológica (1918). Se diferencian una serie de tipos y subtipos de vegetación según las condiciones del lugar de vida.

WARMING-GRÄBNER diferencian entre otras la vegetación de los pantanos salinos, de las rocas costeras, los halófitos de las playas pedregosas, de los suelos sueltos y salinos, etc.

El sistema ecológico-fisionómico de BROCKMANN-JEROSCH y RÜBEL representa un paso más en la diferenciación de la vegetación. RÜBEL (1930) se basó en este sistema para ordenar su cuadro de las comunidades vegetales de la Tierra.

La ordenación florística de las comunidades (BR.-BL., 1915) supuso un paso adelante muy importante y dio un nuevo impulso a la sistemática de las unidades de vegetación, sin olvidar las divisiones fisionómicas.

Hábitat y comunidad vegetal. Se entiende por localidad el lugar geográficamente definido en que se desarrolla una comunidad; por hábitat se entiende

el conjunto de factores externos que actúan sobre la comunidad (factores ambientales).

Una comunidad vegetal puede encontrarse en muchas localidades, pero generalmente sólo prospera en un hábitat determinado que puede caracterizarse ecológicamente. De este conocimiento surgió la preocupación por delimitar los hábitats. Se pensaba conseguir así una división y delimitación de las comunidades vegetales; luego se demostró que esta esperanza era falsa.

Cuanto más se intenta circunscribir el problema del hábitat, más se complica su interpretación. La comprensión y delimitación precisa de la residencia ecológica es muy difícil debido a que los factores externos influyentes son múltiples y variables, a que son muchas las combinaciones posibles y a que las transiciones son muy frecuentes. A ello se suma el que las relaciones entre hábitat y comunidad vegetal no se expresan por una simple función reversible, aunque sólo sea porque la flora de un territorio es en primer lugar el resultado de la inmigración y selección de especies a lo largo de los tiempos.

El hábitat es la mesa de la que se aprovechan todos los miembros de la comunidad. Lo mismo que se dan especies que requieren para su existencia unas condiciones muy determinadas y características, se dan también otras menos exigentes y otras que aceptan los hábitats más distintos, aunque no puede hablarse de plantas realmente ubiquistas en cuanto al hábitat.

Por lo común, las comunidades vegetales reaccionan más frente al complejo de factores que caracteriza el ambiente, que frente a un factor determinado.

De todos modos y tal como indica SJÖRS (1948, pág. 287), la amplitud ecológica de la comunidad es generalmente más estrecha que la de la mayoría de las especies que la componen.

Posibilidades de división. La comprensión y la delimitación de las unidades de vegetación puede plantearse desde los puntos de vista más variados (BR.-BL., 1955), sin embargo, hasta ahora sólo parecen practicables dos divisiones:

1. Según la fisionomía de las unidades de vegetación, que se basa en la resistencia de determinadas combinaciones o formas vitales.
2. Según la composición florística, según las especies de la comunidad.

En los países tropicales, cuyo estudio florístico-sistemático está aún muy lejos de completarse, raramente se piensa en describir la vegetación apoyándose en criterios florísticos.

En este caso hay que contentarse la mayoría de las veces con una descripción fisionómico-ecológica superficial con base geomorfológica.

La sistemática de las formas vitales permite caracterizar fisionómica y ecológicamente a las poblaciones vegetales. Por el contrario, las agrupaciones según las formas vitales no son suficientes para cubrir los requerimientos de una sistemática satisfactoria y lógica de la vegetación. Lo mismo sucede con todas las divisiones no basadas en la composición florística.

Sistemática florística de las comunidades. La sistemática de las comunidades, tal como se utiliza actualmente en las zonas cuya flora es bien conocida, sigue un proceso de tipificación: se trata de reunir a las partes de la cubierta vegetal florísticamente semejantes entre sí. Estas combinaciones equivalentes de vegetales (manchas de vegetación semejantes) quedan muchas veces muy separadas en el espacio, pero se reúnen en un tipo florístico unitario, que es el que

determinará el marco en que se realizarán todos las investigaciones fitosociológicas posteriores. Cuanto más homogéneos entre sí sean los distintos representantes atribuidos a un mismo tipo, cuanto más frecuentemente se presenten en el terreno y cuantos más inventarios de ellos se tengan, mejor caracterizado estará el tipo.

Puntos de cristalización de la agrupación vegetal. Un tratamiento didáctico de la Fitosociología como ciencia requiere, junto al análisis, la delimitación sistemática de las partes de la vegetación o tipos reconocidos como comunidades unitarias, ya que es imprescindible saber a qué se refieren las observaciones e investigaciones de cualquier clase y hasta qué punto son susceptibles de generalización.

«Los casos aislados no corresponden nunca en todos los detalles al tipo... Pero si queremos dominar científicamente la naturaleza tenemos que tipificar» (THIENEMANN, citado en TÜXEN, 1955).

Los segmentos de vegetación más o menos concordantes, nuestros inventarios y los puntos de cristalización de la vida en común de las plantas son los instrumentos básicos de la sistemática de la vegetación. La mejor forma de denominarlos es a través del concepto neutro «tipo de vegetación». Muchas veces aparecen ya a primera vista como unidades claramente delimitadas en el mosaico de la cubierta vegetal. Alternan con agrupaciones de plantas que hay que considerar como penetraciones, empobrecimientos o como apariciones totalmente ocasionales.

Estructura específica. El único material de partida objetivo para la sistemática de las comunidades se encuentra en los propios componentes de la comunidad, en las especies particulares. Son los últimos componentes atomísticos de la estructura de la vegetación y con ello de las comunidades vegetales, que se reconocen por medio de inventarios y que se caracterizan por la composición específica.

Los inventarios fitosociológicos reunidos en un tipo de comunidad tienen la enorme ventaja de que a partir de ellos y de un modo casi automático pueden deducirse el aspecto, el grado de desarrollo, las relaciones de competencia, el área de distribución y otras propiedades de comunidad. No hay ninguna dificultad para el tratamiento estadístico-matemático de una unidad de vegetación delimitada desde el punto de vista florístico.

Estructura de la comunidad. El estudio estructural se ocupa de la agrupación y de la valoración sociológica, de las especies dentro de la comunidad y de la distribución de las mismas según formas vitales.

Este trabajo supone ciertas dificultades porque la comunidad vegetal no es ninguna unidad orgánica fija y no aparece a primera vista, y además porque sus límites se presentan frecuentemente difuminados.

A lo largo de los años se ha ido desarrollando una técnica muy fina en el proceso de toma de inventarios. Esto hace posible el que se puedan reconocer y delimitar incluso unidades de vegetación débilmente caracterizadas. Sin embargo, no debe olvidarse nunca que se trata de entidades naturales muy complejas y poco estables, casi inaccesibles por medio de cifras exactas.

Cuanto más precisa y profunda sea la comprensión conceptual y la definición de un objeto de complejo estudio, más claros aparecen los problemas que

aguardan a la investigación. El pulir constantemente los conceptos es una condición imprescindible para el desarrollo de una ciencia; es condición previa para el manejo teórico y experimental de los materiales y para la ordenación sistemática de los variados y complicados objetivos naturales. Sólo a través de la definición precisa de los términos es posible la comunicación en un campo de ciencia. Así se abre la posibilidad de la enseñanza, de la discusión fructífera y de la crítica constructiva.» (PALLMANN, 1947.)

Significado de la especie para el estudio de las unidades fitosociológicas. En las especies se manifiestan adaptaciones y modos de vida muy determinados; por ello, las especies representan, tal como es sabido, indicadores característicos de determinadas condiciones ecológicas. Los indicadores más precisos no son muchas veces las «buenas» especies linneanas, sino las pequeñas especies o razas y los «ecótipos» en el sentido de TURESSON, debido a su campo de desarrollo muy limitado y a que generalmente están sociológica y ecológicamente más especializados.

Muchas veces el conocimiento de la especie proporciona ya sin más una idea de la forma vital que representa.

El conocimiento seguro de las especies es, pues, el requerimiento primero e ineludible del fitosociólogo; estudios florísticos de la vegetación sin un conocimiento suficiente de las especies son científicamente inútiles. El objetivo de estos estudios es precisamente reconocer la significación de la especie y su forma de vida en la comunidad, así como la determinación de las leyes que regulan las relaciones de los organismos en la misma. No es posible llegar a una definición precisa de las unidades fitosociológicas si se deja a segundo término la consideración de la composición florística de las mismas.

Las comunidades establecidas desde el punto de vista de la flora tienen también automáticamente un contenido geográfico e histórico, porque a través de los táxones (subespecies, especies y géneros) que las integran pueden descubrirse relaciones histórico-florísticas y de distribución.

El valor indicador ecológico de las especies ha sido tratado por SCHRÖTER (*Plantas indicadoras de suelos,* 1910), CLEMENTS (*Plant indicators,* 1920), ELLENBERG (1950), DAHL (1956) y JES TÜXEN (1958) (malas hierbas). Los mejores indicadores de las condiciones del hábitat no son las especies aisladas, sino la comunidad de comensales, la comunidad vegetal, entendida en forma más estrecha o más amplia.

A partir de la comunidad vegetal pueden extraerse conclusiones acerca del hábitat; a la unidad florística de vegetación le corresponde una unidad de hábitat, una ecológica.

Por último, la comunidad está caracterizada genéticamente por las especies que intervienen en su formación, por las que ayudan a su conservación y por las que determinan su descomposición. La división taxonómica es, pues, en principio florística, pero las unidades resultantes corresponden también a grupos histórico-genéticos, geográficos o ecológicos.

Las agrupaciones de especies de las que trata en primer lugar la Fitosociología se denominan asociaciones.

Aspectos históricos acerca de las unidades de vegetación. El término asociación (*association*) fue utilizado por primera vez por A. VON HUMBOLDT (1807)

y ha adquirido el rango oficial de unidad básica de vegetación en el Congreso de Botánica de Bruselas en 1910 a propuesta de FLAHAULT y SCHRÖTER.

La resolución allí aceptada por unanimidad dice así:

«Una asociación es una comunidad vegetal de composición florística determinada, propia de condiciones ecológicas uniformes y de fisionomía homogénea.»

Con la aceptación de esta definición se dio un importante paso adelante hacia la constitución de la Fitosociología como ciencia. Se ha manifestado fructífera en dos aspectos.

La significación de las unidades de vegetación concebidas florísticamente está en que obligan a la descripción exacta de la vegetación; el hecho de que la asociación sea reconocida como unidad básica abre la posibilidad de una clasificación correcta de las unidades de vegetación.

Hay que señalar con insistencia que la asociación, lo mismo que la especie de la sistemática de las estirpes, representa una unidad abstracta, un tipo, que ha resultado de la síntesis de muchas poblaciones aisladas semejantes (inventarios, *stands*). Cada representante particular de ella, cada inventario, encarna una unidad fitosociológica concreta.

Lo mismo que los individuos de una especie sistemática no coinciden totalmente, tampoco lo hacen las poblaciones particulares de una asociación; la asociación tampoco representa la menor unidad sociológica diferenciable; subordinadas a ella están las subasociaciones, las variantes y las facies.

El término «asociación» en el sentido de unidad básica de vegetación ha tomado rápidamente carta de naturaleza en el lenguaje geobotánico debido a su necesidad. Sin embargo, se ha estado varios decenios sin precisar el significado exacto de este término. La referencia a una «composición florística determinada» ha tenido las más diversas interpretaciones.

Congreso de Botánica de Amsterdam. En el Congreso Internacional de Botánica de Amsterdam (1935) se llegó a una aclaración provisional a través de la propuesta unánimemente aceptada de reservar el nombre de asociación para las unidades de vegetación determinadas por especies características y diferenciales. De este modo se afirmó la intervención del concepto de fidelidad en la definición de asociación y al mismo tiempo se limitó una excesiva pulverización de la unidad básica.

Las posibles combinaciones de especies vegetales son innumerables. Si se quisiera tratar como tipos particulares a todas las combinaciones presentes en la naturaleza, se llegaría a una multiplicación sin límites de las unidades de vegetación. En comunidades de prados habría que tomar cada cuadrado de 0,25 m^2 como una unidad especial (REGEL, 1921, pág. 51; OSVALD, 1923, pág. 151).

BARKMAN (1958, pág. 309) escribe acerca de las comunidades de criptógamas:

«One has only to look at the publications by AMANN, GAMS (1927), MATTICK (1937) or DEGELIUS (1939) to see what a chaotic mass of sociations results. Besides, each of the authors only dealth with a small area in Europe, in a continent where epiphytic vegetation is comparatively poor. One can hardly imagine what the issue would be if the method were applied to whole Europe, let alone N-America, E-Asia or the tropical regions» *.

---

* «Basta con ver las publicaciones de AMANN, GAMS (1927), MATTICK (1937) o DEGELIUS (1939) para darse cuenta de que resulta una masa caótica de sociaciones. Hay que tener en cuenta, además, que cada autor se ocupa únicamente de una pequeña parte de

Congreso de Estocolmo. El Congreso de Botánica de Estocolmo (1950) aportó un acuerdo entre las escuelas de Upsala y Zürich-Montpellier, hasta entonces divergentes. Allí se reconoció la conveniencia de reunir las asociaciones relacionadas florísticamente en unidades de orden superior: alianzas, órdenes y clases.

En la viva discusión que tuvo lugar, NORDHAGEN indicó con razón que el llamado «sistema florístico» expresa mucho más que el simple carácter florístico de la comunidad, ya que las especies no intervienen tan sólo como entidades sistemáticas en el mecanismo de la comunidad, sino que lo hacen como indicadores ecológicos.

Las unidades de vegetación fundamentadas florísticamente deben investigarse y delimitarse de acuerdo con criterios ecológicos, dinamogenéticos, corológicos e históricos.

Congreso de París. A esta circunstancia se le hizo justicia en el Congreso de París (1954) a través de la definición de Fitosociología propuesta por GUINOCHET, LEBRUN y MOLINIER. Dice así:

«La phytosociologie est l'étude des communautés végétales du point de vue floristique, écologique, dynamique, chorologique et historique» *.

Con la aceptación de esta definición se le dio a este concepto una base mayor. Naturalmente, la comunidad, para que pueda estudiarse e interpretarse en los aspectos ecológico, dinámico, corológico e histórico, debe estar delimitada primero florísticamente y distinguida por especies características y diferenciales.

Criterios. La exposición sucinta que sigue referente a la agrupación de especies da unas normas generales para apreciar la estructura florística de las comunidades vegetales según puntos de vista uniformes, investigar y ordenar dichas comunidades; intenta hacer más fácil de dominar el aparente «caos florístico» a fin de que resulte un objeto adecuado a las investigaciones sinecológicas, singenéticas y sincorológicas y para disponer las comunidades en un sistema que permita una visión de conjunto clara de las comunidades vegetales que existen en la Tierra.

Los problemas sobre estructura de la comunidad que plantean la agricultura y la silvicultura, constituyen un complejo especial de cuestiones. Sólo podremos tratarlos aquí en aquello que respecta a los estudios estructurales fitosociológicos en general. En cuanto a los métodos empleados en praticultura y silvicultura, existe una extensa bibliografía, y aquí sólo podremos referirnos a ella en casos concretos. Aparte de esto, tenemos la impresión de que los representantes de estas ramas de la ciencia se verán obligados más y más a fundamentar sus métodos en la Fitosociología, o por lo menos en ponerlos en consonancia con la investigación fitosociológica.

Europa, un continente donde la vegetación epifítica es relativamente pobre. Resulta difícil imaginar cuál sería el resultado si se aplicara el mismo método a toda Europa, y aún más a Norteamérica, a Asia oriental o a las regiones tropicales» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

* «La Fitosociología es el estudio de las comunidades vegetales desde el punto de vista florístico, ecológico, dinámico, corológico e histórico» (en francés en el original). (*N. del T.*)

B) Inventario florístico de la comunidad

Caracteres florísticos. Los caracteres concretos de la comunidad, referentes a las especies, que pueden determinarse en cada colonia vegetal o representante particular y a los que puede aplicarse directamente el análisis fitosociológico, son los siguientes:

a) CARACTERES DE NATURALEZA CUANTITATIVA

Número de individuos (abundancia) y densidad.
Grado de cobertura, volumen y peso (dominancia).
Forma de agrupación (sociabilidad) y distribución.
Frecuencia.

b) CARACTERES DE NATURALEZA CUALITATIVA

Estratificación.
Vitalidad y fertilidad.
Periodicidad.

Aunque el análisis de la vegetación parezca muy sencillo a primera vista, es muy difícil dar normas generales válidas. En primer lugar, las distintas formas que presenta la vegetación hacen imposible desde un principio tratarlas todas del mismo modo; además, las medidas o recuentos hechos sobre las poblaciones aisladas, aunque tengan la mayor exactitud, se difuminan al realizarse la reunión de datos para alcanzar una unidad abstracta de asociación. Como regla general debe servir la siguiente recomendación: «Cuéntese y mídase todo lo contadero y mensurable, pero manténgase siempre consciencia de la relatividad de las cifras obtenidas.» No es raro que una simple estima dé mejores resultados que las medidas más exactas. En general, el tacto del investigador debe decidir cómo se han de realizar los análisis parciales de una parcela de vegetación para obtener los fines deseados y qué caracteres de la población pueden ser investigados bajo las condiciones dadas de modo que se obtengan resultados positivos. Los análisis deben encaminarse en primer lugar hacia el fin propuesto, y por ello una investigación pratícola dará importancia a caracteres, por ejemplo, que serían de poco interés en trabajos de carácter singenético, sinsistemático o sincorológico.

El análisis de comunidades se ha desarrollado trabajando sobre la vegetación superior. Nuestra exposición se refiere por ello en primer lugar a comunidades de vegetales radicantes y algunas de plantas adherentes. El análisis de las comunidades de criptógamas tiene dedicado un capítulo aparte.

Elección de la superficie de inventario. El análisis de una colonia vegetal puede constituir un fin por sí mismo. Si se realiza con la intención de valorar sociológicamente el inventario y de determinar la pertenencia a una asociación, será muy importante la elección de la superficie a investigar.

Cuando ASHBY (l. c.) escribe: «When the ecologist stops his car and decided he has reached a suitable place for throwing quadrats on a community, he has already performed the major act of classification and he has performed it subjectively. Any subsequent quantitative analysis only elaborates and possibly obs-

cures, the original subjective decision» *, sólo tiene razón en forma muy parcial, ya que el medio de transporte es únicamente importante porque nos proporciona la llegada al campo.

Una vez en el campo hay que seguir el camino a pie, porque sólo de esta manera podremos descifrar con toda exactitud el libro abierto que es la naturaleza. En primer lugar hay que apreciar los detalles más íntimos del paisaje



FIG. 8. Vegetación homogénea. Pradera de *Trollius* en el Parque Natural de Malla, Enontekio, Finlandia. (Foto KALLIOLA.)

y el carácter general de la vegetación. Cuanto más multiforme sea el relieve, mayor será la impresión que nos dejará la fragmentación del tapiz vegetal correspondiente a las diferencias ecológicas.

Las superficies donde se realizarán los inventarios se escogerán inicialmente allí donde se aprecien claramente diferencias en las condiciones ecológicas que coincidan con determinadas agrupaciones de plantas. En la elección de estos tipos pueden tenerse en cuenta factores ecológicos, corológicos, bióticos y de la sucesión, siempre que se traduzcan en la combinación de especies. En esto hay que tener, sin embargo, muy en cuenta que las superficies en que se realizan los inventarios sean homogéneas florísticamente y desde el punto de vista de las

* «Cuando el ecólogo detiene su coche y decide que ha alcanzado un sitio apropiado para estudiar unos cuadrados en una comunidad, ya ha realizado el acto principal de clasificación, y esto lo ha hecho subjetivamente. Todos los análisis cuantitativos posteriores únicamente elaboran, y posiblemente oscurecen, la decisión subjetiva original» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

condiciones. Las mezclas heterogéneas se descartarán desde un principio (figuras 8 y 9).

No es necesaria la utilización de métodos estadísticos para la determinación del grado de homogeneidad de las superficies; sólo significan una pérdida de tiempo.



FIG. 9. Extenso representante del *Gaudinio-Arrhenatheretum* en su aspecto primaveral con *Narcisus poeticus,* en Lattes, sur de Francia. (Foto KLIKA y BR.-BL.)

Extensión de la superficie estudiada. La superficie que se analiza viene determinada por la comunidad a investigar. En el caso de colonias pequeñas, como las comunidades de epífitos de nuestros árboles o algunas comunidades de prados alpinos, resulta evidente y sin más complicaciones. Pero el estudio de una colonia entera se vuelve muy difícil en cuanto nos enfrentemos a las comunidades de un bosque, matorral o pradera. Si la colonia homogénea es demasiado extensa y difícilmente accesible, habrá que conformarse con partes de la misma. Un caso que se presenta poco en la práctica es el de una población única más o menos homogénea que se extiende sin cambios a lo largo de una superficie muy grande difícil de estudiar de una vez; en este caso y para una investigación sociológica podría dividirse en un cierto número de partes, cada una incluiría la combinación completa de especies de la comunidad. El estudio de una parte lo mayor posible de una superficie homogénea es imprescindible en algunas investigaciones ecológicas y singenéticas. Para dar únicamente un ejemplo indicaremos el del *Seslerio-Sempervíretum* de los Alpes centrales (Fig. 10), el cual coloniza suelos básicos o neutros y a través de un enriquecimiento en humus, unido a una lixiviación, los transforma en suelos moderadamente ácidos. Indicadores infalibles de este proceso de acidificación son las especies acidófilas indicadoras que se van implantando y multiplicando a lo largo del proceso de acidificación

(véase pág. 593). Este cambio en la vegetación sólo puede reconocerse e interpretarse correctamente cuando se investiga florísticamente la parcela de vegetación homogénea en su totalidad. A menudo no bastan las superficies parciales para poder incluir las plantas acidófilas, ya que en las primeras fases del proceso son muy escasas y están muy esparcidas. Aún más difícil resulta apreciar su valor sociológico (véase también ALECHIN, 1925). Cuanto mayor sea la riqueza



FIG. 10. *Seslerio-Semperviretum* en el Piz d'Esen, Engadina, 2300 m. (Foto SIGMOND, excurs. S.I.G.M.A.)

en especies de una flora y cuanto más rica en especies sea una comunidad, menos podremos limitar el inventario a un número limitado de pequeñas porciones arbitrariamente delimitadas de la vegetación.

Para que el trabajo sea lo más exacto y completo posible se recomienda estudiar primero una pequeña superficie de muestra (en comunidades de pastizales, 1 ó 4 m²). Se anotarán todas las especies presentes junto con su cantidad o grado de cobertura, sociabilidad, etc. Después se duplica la superficie y se añaden a la lista inicial las nuevas especies. A continuación se irán limitando nuevas áreas mayores de modo que las superficies ya estudiadas queden inclui-

das en la nueva (lo mejor es que sean 10, 20, 50 ó 100 m²), pero teniendo siempre en cuenta que la vegetación sea homogénea. Los inventarios que se realizan en estas nuevas superficies son relativamente sencillos porque normalmente hay que añadir muy pocas especies nuevas a la lista total. Deben indicarse las posibles variaciones en la cantidad, sociabilidad, etc., de las distintas especies con respecto a la primera superficie considerada. Por último, y para completarla, hay que anotar las especies que aparecen fuera de la zona delimitada, pero en el interior de la misma población homogénea. Siguiendo este proceso se consigue la lista completa de especies de la colonia homogénea.



FIG. 11. Representante muy bien delimitado del *Polytrichetum sexangularis* en un ventisquero en Bernina, 2450 m. (Foto J. KLIKA.)

De este modo se consigue una primera división provisional de la cubierta vegetal en tipos de vegetación. Cada tipo ha de seguirse investigando luego por separado.

Puede suceder que una de las superficies registradas se separe en tal manera de las restantes que no haya ninguna duda desde un principio acerca de su singularidad, porque contenga especies que no aparezcan en ningún otro de los inventarios (especies características). Por lo común, estas superficies aparecen naturalmente delimitadas con mayor o menor claridad. Se trata de «buenas» asociaciones en el sentido de DU RIETZ, sobre todo si se repiten del mismo modo en otros lugares.

Delimitación de las comunidades. La cartografía de las comunidades vegetales exige la delimitación de unidades de vegetación. Esto no presenta ninguna dificultad cuando la intervención humana, mediante laboreo del suelo, regadío, abonado, etc., ha establecido límites claros entre tipos de vegetación. También

existen unos límites muy marcados allí donde entran en contacto dos o más tipos de suelo o subsuelo, tal como suele ocurrir con frecuencia en zonas montañosas y en las regiones áridas. También algunas diferencias terminantes en el agua freática o en el relieve (influencia del viento) determinan muchas veces límites muy bien marcados en la vegetación (Figs. 11, 12).

De todos modos restan muchas comunidades que no están claramente delimitadas, sino que están unidas entre sí por formas de transición, sobre todo cuando la variación progresiva en las condiciones ecológicas se extienden por grandes superficies.



FIG. 12. *Nerio-Tamaricetum* muy bien delimitado en relación con la existencia de agua freática en un ued marroquí. (Foto DAGUIN, véase BR.-BL. y BOLÒS, 1957.)

En zonas muy influidas por el hombre y los animales las formas de transición, con carácter de mezclas casuales o de interpenetraciones, pueden ocupar grandes superficies en las que no aparecen los tipos de vegetación naturales.

Las transiciones de una comunidad a otra se ponen de manifiesto del mejor modo mediante transecciones de cuadrados (no por transecciones lineales). La superficie de los cuadrados empleados en la transección depende de la asociación que se investigue. Se recomienda cuadrados de 100 m^2 para asociaciones forestales y de 1, 2 ó 4 m^2 en comunidades de prados.

Proceso para realizar un inventario. Una vez que se ha decidido qué superficie quiere estudiarse, lo mejor es delimitar una parcela rectangular, cuya área sea luego fácil de determinar. En el caso de que no puedan encontrarse parcelas rectangulares homogéneas, de que domine una estructura en gradería (Fig. 10) o de que la cubierta vegetal presente muchas piedras o esté interrumpido por claros, habrá que conformarse con una estima aproximada de la

extensión de la superficie homogénea que se estudia. No hay que olvidarse en ningún caso de indicar la proporción de terreno en tanto por ciento que corresponde a las áreas sin vegetación o cubiertas por otra vegetación extraña; hay que anotar asimismo la extensión total de la superficie ocupada por la vegetación homogénea. En las comunidades claramente estratificadas hay que señalar la abundancia, la cobertura y la sociabilidad separadamente para cada estrato.

Inventario de comunidades radicantes y adherentes. Para un inventario completo es necesario:

1. Fecha, indicación de la localidad con mención de la altitud, exposición, inclinación del terreno y substrato geológico. Es conveniente señalar con un número en un mapa detallado el lugar en que se realiza el inventario.
2. Caracterización aproximada del hábitat, tamaño de la superficie estudiada (y de la población homogénea), perfil del suelo o por lo menos su profundidad, humedad del suelo, nivel del agua freática, disposición de las raíces. Se tomarán muestras para la investigación física y química del suelo.
3. Influencia humana, su duración y efectos. Laboreo, abonado, siega, regadío, pastoreo, incendio, talas, etc. Acción visible de lluvia, viento, nieve, helada y sequía. Condiciones generales de humedad.
4. Grado de cobertura y altura de los distintos estratos de la vegetación; en las comunidades forestales, edad y altura de los árboles, altura de la ramificación, diámetro medio del tronco, calidad forestal y donde sea posible, edad de las plantas leñosas. Presencia y distribución de las comunidades dependientes (epífitos).
5. Lista de especies separadas por estratos. Cifras de cantidad y cobertura (combinadas), sociabilidad y vitalidad de las especies, su estado de desarrollo temporario (germinado, sin flores, floreciendo, fructificando, estéril). En inventarios muy detallados para fines especiales (silvicultura, praticultura, estudio de comunidades de malas hierbas) pueden considerarse otras relaciones estructurales. Las plantas desconocidas o críticas se guardarán para comprobar su determinación.

No siempre puede realizarse un inventario siguiendo todas las normas. Sin embargo, son imprescindibles los datos generales del lugar, la lista completa de especies con las cifras de abundancia-dominancia y sociabilidad, así como datos de las condiciones ecológicas fáciles de determinar, sobre todo del estado del suelo y de la influencia antropozoica.

Ejemplo de un inventario. Ejemplo de un inventario realizado rápidamente en un monte bajo del *Querco-Buxetum*, junto a Siguret en la Durance (980 m).

Fecha	Altitud sobre el nivel del mar	Orientación	Inclinación del suelo
24-VI-1956	930 m	Oeste	20°

Sustrato: caliza jurásica compacta; suelo seco, permeable; rendzina inicial

Estrato arbóreo de 8 a 12 m de altura, que cubre un 95%; troncos de 15 a 40 cm (diámetro a nivel del pecho).

4.1 *Quercus pubescens* 2.1 *Sorbus aria*
+.1 *Acer campestre*

Estrato arbustivo de 1 a 2 m, abierto, que cubre un 50%:

2.1	*Coronilla emerus*	+	*Clematis vitalba*
1.2	*Amelanchier ovalis*	+	*Sorbus domestica*
1.2	*Cotinus coggygria*	+	*Crataegus monogyna*
1.2	*Viburnum lantana*	+	*Rosa micrantha*
1.2	*Lonicera xylosteum*	+	*Colutea arborescens*
1.2	" *etrusca*	+	*Rhamnus saxatilis*
1.1	*Acer campestre*	+	*Cornus sanguinea*
+.2	*Corylus avellana*	(+)	*Rosa canina*
+.2	*Prunus spinosa*	(+)	*Ligustrum vulgare*
+	*Juniperus communis*	(+)	*Prunus mahaleb*

Estrato herbáceo (muy abierto):

1.1	*Polygonatum officinale*	+	*Vicia tenuifolia*
1.1	*Melittis melissophyllum*	+	*Euphorbia dulcis*
+	*Festuca ovina ssp. duriuscula*	+	*Stachys recta*
+	*Agropyron caninum*	+	*Galium mollugo ssp. corrudifolium*
+	*Asparagus tenuifolius*	+	" *rubrum ssp. myrianthum*
+	*Epipactis latifolia*	+	*Campanula trachelium*
+	*Aristolochia pistolochia*	(+)	*Teucrium chamaedrys*
+	*Paeonia officinalis*	(+)	*Chrysanthemum corymbosum*
+	*Helleborus foetidus*	(+)	*Inula conyza*
+	*Lathyrus latifolius*	(+)	*Hieracium murorum*

Superficie estudiada, 100 m^2; superficie del individuo de la asociación, 300 m^2 (las especies que existen en él fuera del área estudiada se indican entre paréntesis). Para ahorrar tiempo se abrevian los nombres de las especies (*Q. pub.*, *Chrys. corymb.*, *Hier. mur.*, etc.). La primera cifra se refiere a la cantidad, la segunda a la sociabilidad de la especie.

Es aconsejable realizar varios inventarios que correspondan a los distintos aspectos temporarios de la comunidad. Si esto no es posible, deberá escogerse de preferencia la época en que la comunidad presenta su óptimo de desarrollo anual.

Un esquema de la vegetación o unas fotos que incluyan las comunidades vicinantes en contacto colaboran a una mejor comprensión de las condiciones del hábitat y de la distribución de las comunidades.

Inventarios en la selva virgen tropical. El método descrito anteriormente para la realización de inventarios se ha desarrollado principalmente trabajando sobre la vegetación de la zona templada del hemisferio norte y no sobre la vegetación tropical. Sin embargo, se ha visto a través de las notables investigaciones de científicos belgas, franceses, holandeses y brasileños que este método es suficiente y puede emplearse en las condiciones ecuatoriales. W. MEIJER (1959) da un ejemplo de su utilización en la selva virgen tropical de la reserva forestal de Tjibodas.

Dicho autor se tomó el trabajo de realizar con exactitud el inventario de una superficie típica de 1 hectárea, lo que le costó seis días. El inventario total dió 333 plantas vasculares, entre ellas 78 especies arbóreas. Hay que añadir también alrededor de 100 epífitos arborícolas. Estas cifras corresponden aproximadamente a un tercio de la flora total del bosque protegido que alcanza 1200 Ha de extensión.

La altura máxima de los árboles fue de 62 m, el diámetro de una serie de árboles osciló entre 80 y 130 cm. La renovación está asegurada porque en el bosque se encuentran plántulas de todos los árboles. La caída de un árbol viejo les abre posibilidades de desarrollo. Los árboles de la selva virgen de Tjibodas alcanzan una edad de 200 a 250 años y el porcentaje de mortalidad anual oscila entre 0,77 y 0,83% (Baas Becking).

KLEIN y VELOSO (1961) han descrito la estructura y composición florística de la selva lluviosa del sur del Brasil. KLEIN (1961) distingue a base de las relaciones de fidelidad, dos asociaciones y da un cuadro sinóptico detallado de las



FIG. 13. Bosque de *Machilus thunbergii, Camellia japonica* y *Colysis pothifolia* en el cabo Ashizuri, Japón (de TATEWAKI, *Iconographie,* 1959), cobertura de los estratos herbáceo y arbóreo 5!

especies características de los estratos arbóreo superior y medio y arbustivo. Da el número de individuos, perímetro de los troncos y frecuencia en tanto por ciento de las especies en cada superficie inventariada de 100 m². El bosque se caracteriza por una vegetación epifítica muy abundante.

LAMPRECHT (1961) trabaja en la selva lluviosa venezolana. Arboles de 63 m de altura proporcionan de 200 a 250 m² de madera gruesa. La influencia de la población que se multiplica rápidamente —en Venezuela se ha multiplicado por diez en ciento treinta y tres años— se ha puesto de manifiesto, como en todas las regiones tropicales, en el retroceso de las zonas de selva virgen y en la explotación creciente por medio del incendio, del pastoreo y de la caza.

Según DEVRED (1961), resulta especialmente difícil la interpretación y el inventario de especies en las «mixed Rain Forests» (selvas lluviosas mixtas) de composición heterogénea. Propone para ellas un «método ecológico-dinámico de frecuencias» con una base gráfico-mecánica. Desgraciadamente, y tal como el mismo autor indica, es un método largo y que requiere mucho trabajo, por lo

que su utilización práctica no se ha extendido mucho. También parece que la superficie a inventariar propuesta (10×10 m) no parece ser suficiente para una asociación de las selvas tropicales, como puede deducirse de las investigaciones de científicos holandeses y brasileños.

Los tipos análogos observados en el campo se agrupan en una tabla provisional que será el esqueleto de la unidad de vegetación y que habrá que completar con más inventarios.

Todo el material reunido en tablas decidirá finalmente si un tipo debe ser tratado como una asociación, subasociación, etc., o si es una mezcla o una combinación casual.

De todos modos, la utilización de este método florístico sólo es posible allí donde se conozcan las especies. Si no es éste el caso, habrá que conformarse con la descripción de los tipos de dominancia, ya que para ella basta con conocer unas pocas especies importantes y las principales formas vitales (véase pág. 135).

Número de individuos (abundancia) y densidad de las especies. La determinación de la abundancia informa sobre el número de individuos; la determinación de la densidad, referida a una superficie determinada, debe indicar la distancia media de los individuos de una especie.

Es frecuente que las condiciones de cantidad y densidad de las especies varíen tanto local como temporalmente en los distintos representantes pertenecientes a la misma comunidad. Esto dificulta una determinación exacta, lo mismo que disminuye también en muchos casos el significado de los promedios.

La práctica demuestra que basta con una serie de cinco cifras para expresar el grado de abundancia relativa de las distintas especies. Estas cifras significan:

1 = muy escaso	4 = abundante
2 = escaso	5 = muy abundante
3 = poco abundante	

Lo que se pierde en este método de estima en relación con el estudio numérico exacto de superficies pequeñas o muy pequeñas, se compensa con ventajas, como son la consideración de superficies homogéneas más extensas, no delimitadas tan arbitrariamente y el ahorro de tiempo. La elección de una o varias superficies muy pequeñas siempre será algo arbitraria, a pesar de lo mucho que se intente, y la valoración cuantitativa de los resultados supone en último término el otorgar la apariencia de exactitud a una investigación iniciada con una base insegura a través de la elaboración exacta de resultados ocasionales (KLAPP, 1930, pág. 204). Naturalmente, la valoración se ha de referir a superficies homogéneas (poblaciones homogéneas).

Si tratamos una asociación compuesta por varias variantes habrá que investigar cada una de ellas por separado. Después de la consignación por escrito de la lista total de especies se añadirán las cifras de abundancia y se comprobarán varias veces. Si la vegetación homogénea tiene una gran extensión, habrá que tomar primero una superficie fácilmente dominable (por ejemplo, 100 m^2). Después se anotarán las especies que se presentan fuera de la superficie estudiada pero en la misma colonia homogénea y se especificará la extensión de la superficie total considerada.

Hay que investigar superficies de área constante si se desea que los resultados puedan utilizarse estadísticamente en la determinación de la densidad.

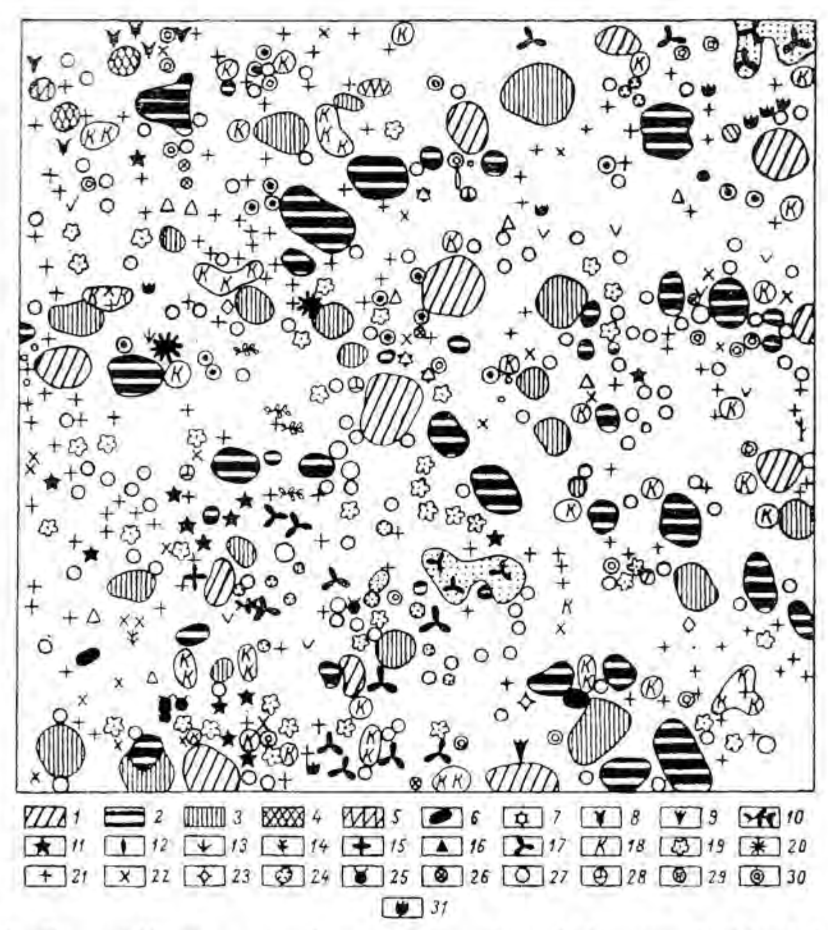


FIG. 14. Composición en especies de un metro cuadrado de la estepa de *Stipa baicalensis* y *Koeleria gracilis* junto al Amur, 21 de julio de 1960 (según SOCHAVA, LIPATOVA y GORSHKOVA, 1962).

1 Stipa baicalensis Roshey
2 Koeleria gracilis Pers.
3 Festuca lenensis Drob.
4 Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng
5 Leontopodium leontopodioides (Willd.) Beauvd.
6 Tanacetum sibiricum L.
7 Scutellaria scordiifolia Fisch.
8 Sibbaldia adpressa (Bge.) Juz.
9 Potentilla bifurca L.
10 Astragalus adsurgens Pall.
11 Allium odorum L.
12 Helictotrichon desertorum (Less.) Pilger
13 Cymbaria dahurica L.
14 Silene jenisseensis Willd.
15 Clematis hexapetala Pall.
16 Iris tigrida Bge.
17 Potentilla acaulis L.
18 Caragana microphylia (Pall.) La m.
19 Ptilotrychum elongatum C. A. M.
20 Euphorbia karoi Freyn
21 Carex duriuscula C. A. M.
22 Potentilla verticillaris Steph.
23 Thalictrum minus L.
24 Artemisia frigida Willd.
25 Astragalus tenuis Turcz.
26 Polygonum angustifolium Pall.
27 Leucopoa albida (Turcz.) V. Krecz. et Bobr.
28 Lactuca versicolor Schultz-Bip.
29 Artemisia gmelinii Web.
30 Aneurolepidium pseudoagropyrum (Trin.) Nevski
31 Potentilla leucophylla Pall.

Si se tratase de individuos de una misma especie distribuidos regularmente, bastaría con medir la distancia entre dos individuos para poder calcular el número de individuos de una superficie determinada. Supongamos el caso de que la distancia promedio entre individuos de una especie sea de 1 m; esto significaría que cada individuo se encontraría en el centro de un cuadrado de 1 m. Por ello, una superficie de 100 m² contendría 100 individuos de la especie considerada.

La distribución de los individuos en las comunidades vegetales naturales suele ser muy irregular. Por ello hay que recurrir a un método indirecto para la determinación de la densidad. Se toman muestras de igual extensión distribuidas en una misma colonia homogénea y se calcula el número de individuos o de vástagos por cada una de las superficies. La extensión de las superficies tomadas como muestra puede variar dentro de unos límites muy amplios y depende totalmente como es natural del tipo de vegetación. Así, en una colonia de terófitos mediterráneos se tomarán superficies de 0,1, 0,5 ó 1 m², mientras que en bosques altos de piceas o hayas deberán ser por lo menos de 500 m² para el estrato arbóreo. Este método numérico es apropiado en bosques coetáneos, estepas de arbustos y comunidades de pedregal. Es mucho menos apropiado para pastizales con plantas fasciculadas y cespitosas, porque surge la dificultad adicional, y a veces imposibilidad, de delimitar los individuos y contar los tallos (véase *Policormia,* pág. 43).

SKELLAM (1952) señala que la distribución de individuos o vástagos de una especie dentro de una superficie cuadrada delimitada sigue las leyes del cálculo de probabilidades y aporta gran número de ejemplos. Hace hincapié en que el cálculo de esta «Census distribution» sólo puede realizarse cuando se presentan individuos o vástagos aéreos bien delimitados, caso que no es muy frecuente. Pueden emplearse distintos métodos de cálculo de probabilidad y dan resultados semejantes (véase también GOUNOT, 1961).

Método puntual. En la determinación de la densidad de los estratos herbáceos o muscinal no puede realizarse un contaje y hay que recurrir al método del cuadrado reticulado o al método puntual neozelandés, que, según DU RIETZ (1930, pág. 412), da resultados satisfactorios. En cada caso hay que determinar si los resultados corresponden al trabajo que requieren.

En este método se sustituye el cuadro fijo de LADERBERG (véase pág. 47) por un armazón fijo de puntos. En el marco fijo se colocan una serie de agujas (diez agujas a intervalos de dos pulgadas). Se anotan las especies a las que atraviesa o toca cada aguja. Una sola aguja puede atravesar o tocar muchas hojas en comunidades densas. Al parecer, se obtiene así una buena idea de la densidad mínima de especies, (DU RIETZ, l. c.).

Los investigadores rusos de la estepa utilizan para la determinación de la densidad unos cuadrados sobre los que indican el espacio de la cobertura verdadera (superficie ocupada por la planta sin considerar las partes subterráneas) que corresponden a cada planta particular (Fig. 14).

Estos se completan por otros cuadrados en los que se realiza una representación vertical que equivale más o menos al perfil de la vegetación (Fig. 15). Las partes del vegetal deben representarse de la forma más exacta posible (ALECHIN, 1951; Figs. 9, 75, 76; véase también DOCHMAN, 1954).

Método de las superficies circulares. BÖCHER (1958) recomienda un método de determinación de la densidad semejante a los que RAUNKIAER empleaba

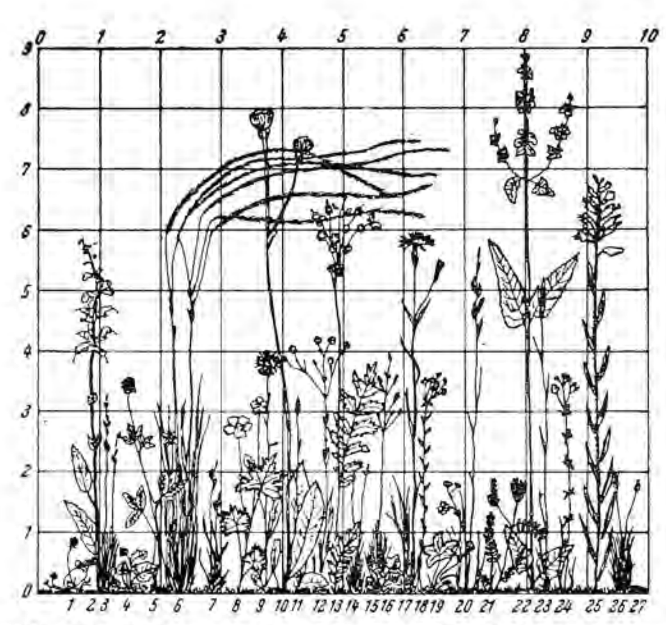


FIG. 15. Estratificación de la vegetación en la estepa Brobinskaja, departamento de Orel, 20 de junio de 1926, dibujado del natural por T. WERNANDER; largo de la proyección, 1 m.

1 *Trifolium repens*
2 *Salvia pratensis*
3 *Festuca sulcata*
4 *Viola arenaria*
5 *Trifolium montanum*
6 *Stipa ioannis*
7 *Carex caryophyllea*
8 *Ranunculus polyanthemus*
9 *Leucanthemum vulgare*
10 *Hypochoeris maculata*
11 *Anthoxanthum odoratum*
12 *Arenaria graminifolia*
13 *Filipendula hexapetala*
14 *Carex montana*
15 *Agrostis canina*
16 *Viola canina*
17 *Scorzonera purpurea*
18 *Euphorbia gracilis*
19 *Potentilla opaca*
20 *Festuca rubra*
21 *Astragalus danicus*
22 *Phlomis tuberosa*
23 *Koeleria delavignei*
24 *Galium boreale*
25 *Echium rubrum*
26 *Carex montana*
27 *Thuidium abietinum* (en alfombra continua)

para la determinación de la frecuencia. Utiliza unas superficies circulares de 0,1, 0,01 y 0,001 m² incluidas unas dentro de las otras y en las que se anotan todas las especies. Se designa con el número 3 a una especie que se presenta en el círculo menor, con el 2 a la que está en el círculo de 0,01 m² y con el 1 a la que no aparece hasta el círculo mayor (0,1 m²). Se repiten estos inventarios circulares diez veces en superficies distintas, lo más homogéneas posibles. En el momento de valorar los resultados se le dan 10 puntos a la especie que se presenta en los 10 círculos distintos, su constancia será del 100%. Las frecuencias en los tres círculos se representan en una tabla y su suma dará, según BÖCHER, datos bastante exactos acerca de la densidad de una especie. Un valor de 30 representa una cobertura prácticamente total y + representa una planta muy escasa.

Normalmente, en las medidas de campo se determina el grado de cobertura de las especies en vez de la densidad.

Grado de cobertura, volumen y peso. La cuestión del volumen de una especie es conceptualmente muy distinta de la que trata del número o densidad

de individuos. Intimamente relacionada con ella se encuentra en cambio la cuestión del grado de cobertura de las especies. En las comunidades de seres adherentes, revestimientos de algas, de líquenes y de musgos coinciden el valor de dominancia con el porcentaje relativo de una especie en la superficie cubierta (grado de cobertura, porcentaje de superficie). El valor de dominancia de una especie en las comunidades de varios estratos de árboles y arbustos resulta del porcentaje de cobertura que presente en los distintos estratos de vegetación.

Obtención del grado de cobertura. El valor de cobertura de las especies adherentes o enraizadas se expresa siempre en las medidas de campo por la superficie cubierta por los individuos de la especie. Se proyecta sobre el suelo el conjunto del sistema de vástagos de todos los individuos de la especie y después se determina la superficie cubierta. En las comunidades con varios estratos muy diferenciados hay que considerar cada uno de ellos por separado. El significado de grado de cobertura fue reconocido ya por H. v. POST (1867), pero no se definió claramente la cobertura como «tanto por ciento de superficie» hasta 1914

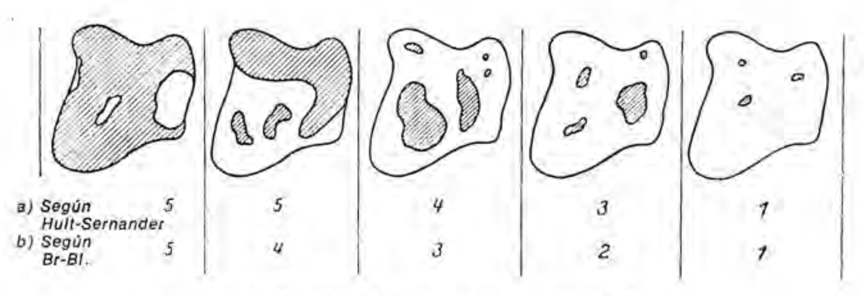


FIG. 16. Grados de cobertura (rayado).

por LAGERBERG. Este utilizaba para la determinación del grado de cobertura unos cuadrados pequeños de 0,5 ó 0,1 m² y los distribuía regularmente en la superficie estudiada a lo largo de líneas paralelas equidistantes. Expresaba aproximadamente la cobertura de cada especie en los cuadrados mediante las cifras 4/4, 3/4, 2/4 y 1/4, recibiendo cada especie la cifra que se aproximaba más al área realmente cubierta. No se consideraron las especies que cubrían una superficie muy pequeña. Este método se desarrolló con fines forestales y para los inventarios generales de vegetación es únicamente aplicable allí donde haya unas grandes superficies homogéneas.

La llamada escala de HULT-SERNANDER de cinco valores es la más utilizada en Escandinavia.

Los límites de los distintos tipos de cobertura son los siguientes: 1 = cubriendo menos de 1/16 de la superficie del suelo, 2 = cubriendo de 1/16 a 1/8 (6,25 a 12,5%), 3 = cubriendo de 1/8 a 1/4 (12,5 a 25%), 4 = cubriendo de 1/4 a 1/2 (25 a 50%), 5 = cubriendo de 1/2 a 1 (50 a 100%).

Esta clasificación no da en muchos casos una idea correcta del grado de cobertura debido a que los intervalos en las clases superiores de cobertura son demasiado amplios. Para el pequeño campo de 1/4 de la superficie, se dispone de las cifras 1, 2 y 3, mientras que para el gran campo que va de 1/4 a 4/4 de la superficie sólo se dispone de dos cifras (4, 5) (Fig. 16).

Aún más, en las superficies grandes de vegetación rica en especies es muy difícil apreciar las diferencias entre 1/16, 1/8 y 1/4. La escala de HULT-SERNANDER tiene algunas ventajas cuando se trata de superficies pequeñas (hasta 4 m²). Eventualmente puede prestar buenos servicios (por ejemplo, en estudios de sucesión) la valoración en porcentaje de la cobertura correspondiente a las especies principales (que cubren más del 5% de la superficie del suelo).

En las medidas de campo se ha acreditado la siguiente escala de cobertura:

1 = muy pequeña, cubriendo menos de 1/10 de la superficie del suelo,
2 = cubriendo entre 1/10 y 1/4 de la superficie del suelo (Fig. 18),
3 = cubriendo entre 1/4 y 1/2 de la superficie del suelo,
4 = cubriendo entre 1/2 y 3/4 de la superficie del suelo,
5 = cubriendo entre 3/4 y 4/4 de la superficie del suelo (Fig. 19).

Pueden utilizarse clases de distinta amplitud según las necesidades, pero entonces se perderá la posibilidad de hacer comparaciones directas.

Por lo general se trata de una cobertura de proyección, esto es, de la cobertura del suelo por las proyecciones de la especie de que se trata, y no de cobertura verdadera (cobertura del suelo por la base de la planta).

La exactitud de la valoración es satisfactoria para superficies pequeñas (hasta unos 10 m²), vegetación de uno o dos estratos; es difícil, en cambio, para superficies grandes, sobre todo cuando se trate de mezclas de muchas especies (véase también SKOTTSBERG, 1929).

Tal como hacen TATEWAKI, TSUJII y UMEZAWA (1959) en el estudio de los bosques japoneses subtropicales (Fig. 17), para la representación gráfica de la cobertura en las comunidades forestales resulta aconsejable la realización de un corte transversal del estrato arbóreo.

Se dibuja la proyección sobre el suelo del perímetro de las copas de los árboles y en los círculos que pueden superponerse en parte se escriben las iniciales de la especie correspondiente.

Si se trata de comunidades cuyo grado de cobertura esté sometido a variaciones temporarias muy marcadas habrá que realizar la apreciación varias veces y en distintas épocas del año. En determinados casos puede referirse también al momento de máximo desarrollo. En investigaciones detalladas, particularmente en zonas con períodos secos, son imprescindibles varios inventarios efectuados en distintos momentos.

La misma superficie presenta grandes diferencias en la cobertura de las especies según que el año haya sido húmedo o seco (especialmente en zonas de estepas o desiertos).

La estima del grado de cobertura de las especies proporciona datos acerca de su fuerza de competencia; es también importante desde el punto de vista sociológico, porque las especies particulares influyen en distinto grado en la disponibilidad de agua de la comunidad según la superficie que cubran, aunque sólo fuera por la acción de protección frente a las precipitaciones.

Valor de cobertura. La determinación de la cobertura de las distintas especies se relaciona también con la escala de valores medios de superficie cubierta introducida por TÜXEN y ELLENBERG. Estos valores de cobertura permiten representar numéricamente el porcentaje aproximado de cobertura de cada especie y de cada grupo de especies en los distintos estratos de vegetación de una comunidad; con ello se conoce mejor la importancia sociológica de las distintas especies (véase pág. 50).

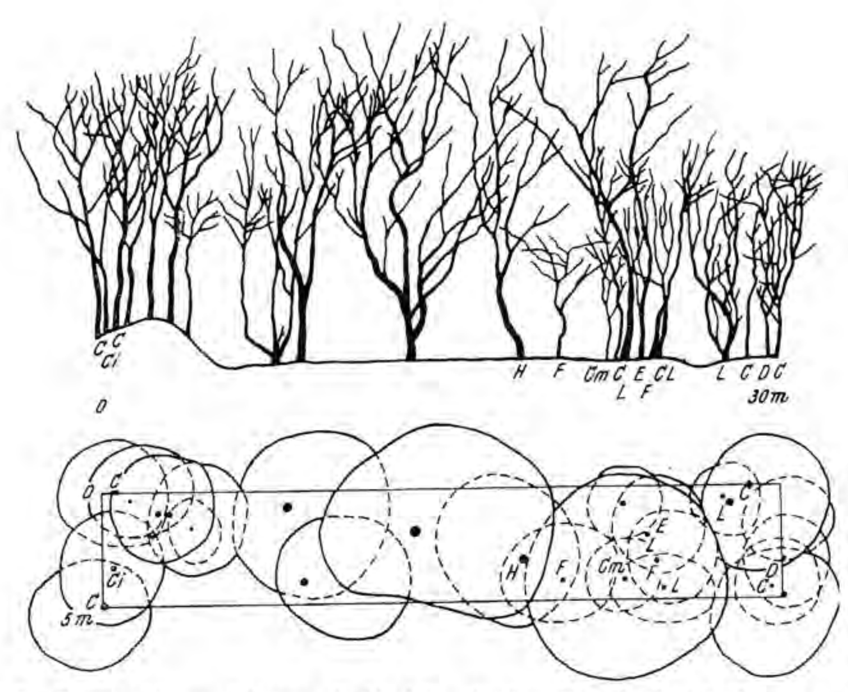


FIG. 17. Transección en el bosque de *Machilus thunbergii* del Japón (de TATEWAKI, TSUJII y UMEZAWA, 1959). Número de árboles correspondiente a clase de altura en la *transección.*

Altura de los árboles (m) / Especies arbóreas	6 7	7 8	8 9	9 10	10 11	12 13	13 14	14 15	15 16	Total
Helicia cochinchinensis (*H*)	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
Machilus thunbergii	.	.	1	.	1	1	2	1	.	6
Elaeocarpus sylvestris (*E*)	.	.	.	.	1	1	.	1	.	3
Daphniphyllum teijsmanni (*D*)	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1
Camellia japonica (*C*)	1	4	.	1	.	.	.	.	.	6
Cinnamomum japonicum (*Ci*)	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1
Ligustrum japonicum (*L*)	1	2	.	.	.	.	.	.	.	3
Ficus erecta (*F*)	1	1	.	.	.	.	.	.	.	2
Callicarpa mollis (*Cm*)	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Número de especies	4	7	2	1	3	2	2	2	1	24

Cantidad de las especies (estima global). En el estudio monográfico de una comunidad vegetal, en estudios de sucesión o para la solución de determinadas cuestiones de naturaleza práctica puede estar indicada a veces la investigación separada del grado de cobertura y de la densidad de las especies. De todos modos hay que ponderar siempre si el resultado esperado guarda proporción con el trabajo que requiere, porque las determinaciones de densidad son complicadas y no siempre posibles.

Se consigue simplificar mucho el trabajo de campo a través de la estima conjunta de la abudancia y del grado de cobertura, aunque ella suponga renun-

ciar a la determinación de la densidad. Para ello se emplea una escala convencional de seis valores. El significado de los signos es el siguiente:

+ = planta escasa con un valor de cobertura muy pequeño,
1 = abundante pero con un valor de cobertura bajo, o bien bastante escaso pero con un valor de cobertura mayor (Fig. 18).
2 = muy abundante con cobertura escasa o cubriendo entre 1/10 y 1/4 de la superficie investigada,
3 = cubriendo entre 1/4 y 1/2 de la superficie, número de individuos cualquiera,
4 = cubriendo entre 1/2 y 3/4 de la superficie, número de individuos cualquiera,
5 = cubriendo más de 3/4 de la superficie, número de individuos cualquiera (figura 19).



FIG. 18. Asociación de *Aristida acutiflora* y *Echium trigorhizum* en el Sáhara tunecino junto a Nefta. En primer y segundo plano *Rantherium suaveolens* (mata), cantidad estimada 1, sociabilidad 2, cobertura del suelo 40%. (Foto HUECK, excurs. S.I.G.M.A.)

Con la letra r se designa a las especies que sólo se presentan de modo esporádico. Nosotros le hemos dado (1946) a estas cifras los siguientes valores:

Estima combinada según escala	Cantidad de las especies, en %	Porcentaje promedio de cantidad
5	75 a 100	87,5
4	50 a 75	62,5
3	25 a 50	37,5
2	10 a 25	17,5
1	1 a 10	5,0
+	hasta 1	0,1

El resultado de la estima combinada de abundancia y cobertura puede denominarse cantidad de la especie, tal como indica SCHWICKERATH (1940). El valor de cobertura expresado porcentualmente es distinto (véase pág. 50).

Naturalmente, los estratos de vegetación bien diferenciados deben considerarse por separado. Tanto el pino cembro (en el estrato arbóreo), como el *Rhododendron* (en el estrato arbustivo) o *Hylocomium proliferum* (en el estrato muscinal) alcanzan los valores de 4 ó 5 en un *Rhododendro-Vaccinietum* bien desarrollado.



FIG. 19. Aspecto vernal del *Trisetetum flavescentis* subalpino con predominio de *Narcissus exsertus* (sociabilidad de 4 a 5) en el valle del Clairée, Alpes occidentales. (Foto FRANCOU.)

Si se utiliza esta estima combinada no debe de olvidarse indicar también al mismo tiempo el grado de sociabilidad de las especies (véase pág. 40).

Muchas veces basta la estima del grado de cobertura cuando se trata de superficies pequeñas (inferiores a 1 ó 2 m²), pero en las superficies mayores, y especialmente si son poco homogéneas, se utiliza preferentemente la estima combinada. Además, en la mayoría de los casos puede deducirse el grado de cobertura a partir de la estima combinada. Las cifras + y 1 corresponderán al grado de cobertura 1, y el 2 de la estima combinada únicamente no coincidirá con el grado de cobertura 2 sólo cuando se trate de una especie minúscula pero abundantísima con un valor de cobertura inferior a 1/20 (muchos terófitos de comunidades mediterráneas).

Sociabilidad y distribución. WILLDENOW (1798) indicó ya las diferencias que se dan en el crecimiento social de las plantas. Más tarde, O. HEER insistió sobre la conveniencia de considerar el modo de agruparse las plantas, «el que las especies se encuentren reunidas en masas y cubran el suelo formando rodales, o bien que estén totalmente aisladas y mezcladas unas con otras»

(HEER, 1835, pág. 49). HEER expresa la sociabilidad por cifras que van de 1 a 10. También LECOQ (1854, pág. 57), que utiliza el término «sociabilité» en un sentido algo distinto, y LORENZ (1858, pág. 227) se ocupan de la sociabilidad de las especies.

El modo de agruparse o sociabilidad da una idea acerca del modo de yuxtaponerse los individuos y responde a la pregunta: ¿cómo se agrupan los individuos o los vástagos aéreos de una especie?

Para expresar la sociabilidad, se utiliza la escala siguiente:

1 = individuos aislados (o bien vástagos o troncos aislados),
2 = creciendo en pequeños grupos (Fig. 20),
3 = creciendo en grupos mayores (pequeños rodales o almohadillas),
4 = creciendo en pequeñas colonias o en rodales o tapices extensos (Fig. 21),
5 = población continua (Fig. 19).



FIG. 20. *Saxifraga stellaris* en un pedregal silíceo, sociabilidad 2. (Foto SLOFF, excurs. S.I.G.M.A.)

La densidad de la agrupación de individuos (vástagos) se indica por una línea de puntos o continua. *Typha minima-5* indica una población continua poco espesa de *Typha minima*; *Calluna-5*, una población continua muy espesa de esta ericácea.

Son muy pocas las plantas que presentan un modo de agruparse los vástagos o individuos (grado de sociabilidad) fijo y predeterminado basado en su propia forma de crecimiento. El grado de sociabilidad de la mayoría de las especies se ve fuertemente influido por las condiciones del hábitat y de la competencia. Incluso plantas típicamente fasciculadas o pulviniformes, como *Carex elata* o *Silene acaulis*, presentan una disposición de los vástagos muy distintas

según de la comunidad de que se trate y según su estado de desarrollo. Del grado de sociabilidad de las especies pueden sacarse a menudo conclusiones acerca del desarrollo más o menos óptimo de las mismas (véase *Vitalidad*, pág. 60). *Phragmites* desarrolla siempre vástagos aislados en el *Molinion* centroeuropeo (soc. 1), mientras que esta especie en el *Scirpo-Phragmitetum* contiguo crece en grandes grupos o en poblaciones continuas (soc. de 3 a 5). *Diplotaxis erucoides, Stipa capillata, Iris sibirica, Veratrum album, Trollius europaeus* y otras innumerables especies que no se cuentan entre las «sociales» y cuyas raíces son de los tipos más diversos, pueden presentarse con cualquier valor de sociabilidad según las condiciones del hábitat, influencia antropozoica y estado de desarrollo temporario de la comunidad. La multiplicación vegetativa (policormia) favorece la formación de masas compactas, esto es, un grado elevado de sociabilidad (véase también KUJALA, 1925).



FIG. 21. *Cereus* en el altiplano del Perú septentrional, sociabilidad 5. (Foto GSELL.)

La sociabilidad de muchas especies está sometida a grandes oscilaciones, sobre todo en tierras desnudas, cultivos abandonados, zonas que se han incendiado, bosques talados y dejados a sí mismos, etc., debido a que es fácilmente influenciable. El grado de sociabilidad entre las malas hierbas depende en gran parte del tiempo transcurrido desde la última limpieza y del sistema de laboreo.

La sociabilidad de las especies permite también sacar algunas consecuencias acerca del estado de desarrollo de la cubierta vegetal. En los primeros estadios del desarrollo destacan especies particulares de gran capacidad de competencia y se forman poblaciones continuas muy extensas; así sucede en bosques talados con especies de *Fragaria, Rubus, Calamagrostis,* etc.; en terrenos de cultivo abandonados con *Hieracium pilosella, Thymus vulgaris, Inula viscosa,* especies de *Brachypodium, Cynodon dactylon, Polygonum aviculare,* entre otros; en zonas que han sufrido un incendio con especies de *Cistus.* Si se deja que la vegetación se desarrolle sin ninguna influencia externa empezarán a disminuir las poblaciones puras de *Cistus* al cabo de pocos años y baja el grado de sociabilidad; *Cistus* acaba por desaparecer.

La estima de la sociabilidad permite expresar mucho mejor el aspecto del

mosaico vegetal en las grandes superficies que lo que se conseguiría exclusivamente por la estima de la densidad y dominancia.

Son útiles los datos de sociabilidad especialmente allí donde se presentan especies formadoras de grupos o colonias, tanto si se trata de organismos radicantes, como si son adherentes o viven en suspensión; tal como indicó ALECHIN (1926, pág. 24), un grado elevado de sociabilidad es favorable para la planta en competencia con las plantas vecinas, y por ello se utiliza con éxito la repoblación forestal y los plantíos en grupos. El arrendajo de los abetos es quien asegura la siembra en grupos del cembro en los bosques de los Alpes; el arrendajo vacía su buche lleno de pequeños piñones en escondrijos del suelo



FIG. 22. *Arctostaphylos uva-ursi ssp. crassifolia* en un bosque claro de pino albar de la Serra de Prades, en Cataluña. Cantidad estimada 5. (Foto CUATRECASAS, excursión S.I.G.M.A.)

que normalmente olvida y donde germinarán en grupo. El grado de sociabilidad elevado no es únicamente favorable en la lucha de la competencia, sino que lo es siempre que se presentan situaciones extremas en las condiciones del hábitat, sobre todo en el límite de los árboles en las montañas y en el norte, donde los árboles ya mutilados se reúnen frecuentemente en grupos densos en hondonadas u ondulaciones del suelo (Fig. 23). En vez de formarse un tronco principal esbelto se formarán muchas ramas muy juntas que en la picea tomarán una forma semejante a la de una mesa o un felpudo. KIHLMAN (1890) da unos dibujos de estos «felpudos» en las piceas de Laponia. El crecimiento en almohadillas o en espaldera representa también un incremento de la sociabilidad por reunión de vástagos o individuos.

Recientemente, PFEIFER (1962) ha puesto de relieve el significado científico de los datos de sociabilidad y lo ha fundamentado con ejemplos.

El grado de sociabilidad no permite sacar conclusiones acerca de las relaciones en las raíces de las plantas. Una sociabilidad elevada puede coincidir tanto con una agrupación de individuos particulares de una especie como con la formación de colonias de un mismo individuo (policormia).

Policormia. Las especies que forman céspedes tienen ventaja sobre las agrupaciones de individuos aislados en la lucha por el espacio, ya que los brotes parten en todas las direcciones a partir del vástago central y se renuevan constantemente, formando masas compactas favorables en la competencia. PÉNZES (1960) se ha ocupado con atención de la policormia en la estepa húngara e indica su importancia en la fijación del suelo y formación de pastizales (figura 24). Policormos de *Schoenoplectus lacustris, Glyceria maxima* y especies de *Brachypodium, Calamagrostis, Agropyron* o *Ephedra* pueden extenderse sobre docenas de metros cuadrados.



FIG. 23. Bosque subalpino de abedules en Petsamo, Laponia. Las poblaciones extremas se cobijan en las ondulaciones del terreno protegidas del viento y en las hondonadas. (Foto KALLIOLA.)

Los viñedos abandonados del sur de Francia están muy expuestos a la invasión por los policormos de *Cynodon dactylon* que forman una red en el horizonte superior del suelo sobre grandes superficies de cultivo y se fijan allí casi sin encontrar competencia, hasta que se levante el suelo y se limpie de los rizomas de *Cynodon.*

En los inventarios puede distinguirse a las especies que forman policormos por el subrayado de la cifra de sociabilidad (4).

En el atlas de raíces de KUTSCHERA (1960) pueden verse diversas formas de policormia en las comunidades de malas hierbas de la Europa media.

En las comunidades de criptógamas y también en determinados estadios de la sucesión puede ser importante un conocimiento más preciso del tipo de agrupación, porque una misma especie puede presentar grados de sociabilidad muy distintos bajo diferentes condiciones de ambiente. En caso de ser necesario pueden completarse las cinco cifras de sociabilidad con el número de individuos o vástagos, o bien, para líquenes, musgos y algas que viven fijos, con cifras que indiquen el diámetro o tamaño de las colonias (véase HÄYREN, 1914).



FIG. 24. Policormo de *Calamogrostis epigeios* en un vivero de pino albar multiplicándose vegetativamente. (Foto HUECK.)

Dispersión. La «dispersión» de las plantas está en relación con la sociabilidad.

Las especies e individuos pueden estar distribuidos en una colonia según una dispersión normal, desde el punto de vista estadístico, o bien pueden tener una supradispersión o una subdispersión. Una dispersión normal corresponde a una dispersión de las unidades según las leyes del cálculo de probabilidad, mientras que en la supradispersión las plantas se encontrarán agrupadas (*Oxalis* en un hayedo); una subdispersión es la que presentan unidades ordenadas más regularmente de lo que cabría esperar por las probabilidades [*Solanum tuberosum* en un campo de patatas, *Juniperus* en la Lüneburger Heide (Fig. 25), *Pinus laricio* en un pinar de Aitone]. En la naturaleza se presentan los tres tipos de dispersión. Cuanto más acentuada sea la subdispersión en lo que respecta a especies e individuos, más homogénea será la superficie investigada. La supradispersión es el caso inverso; cuanto mayor sea, más heterogénea será la vegetación (KYLIN, 1926).

La supradispersión es lo normal en las comunidades vegetales naturales.

Homogeneidad. En la práctica fitosociológica se califica de homogénea una distribución más o menos uniforme en la que predominen absolutamente una especie o unas pocas especies. La distribución por lo común irregular de las especies poco abundantes queda tapada por las especies dominantes. Las zonas pobres en especies, con una cubierta vegetal cerrada, formada por plantas perennes y formadoras de masas compactas (zonas subárticas, área de la landa



FIG. 25. Paisaje de landa del noroeste de Alemania con *Juniperus communis.* (Foto TÜXEN.)

atlántica y algunas zonas salinas y esteparias), presentan poblaciones vegetales más homogéneas que las zonas ricas en especies con una cubierta menos densa o con muchas especies anuales (montañas de Europa central y meridional, regiones subtropicales) (Fig. 26).

La homogeneidad es mucho más aparente en el norte, y ello, junto con la escasez de especies características y diferenciales, ha conducido a que se utilizara como medida de la independencia de las comunidades (sociaciones).

NORDHAGEN (1923) estudió el problema de la homogeneidad, que se ha tratado desde el punto de vista teórico-matemático por KYLIN (1926), ROMELL (1926) y recientemente por GOODALL (1961), aunque no se ha conseguido aclararlo completamente. AUGARDE (l. c.) concluye «qu'on n'a encore jamais pu caractériser une surface homogène» *.

En la práctica fitosociológica no puede hacerse mucho con la última definición de GOODALL (1961): «the distribution of a species in an area of vegeta-

---

* «Jamás se ha podido caracterizar todavía una superficie homogénea» (en francés en el original). (*N. del T.*)

tion is homogenous if there exists some sample size for which the variation between replicate sample is independent of the distance between them» *.

Resulta dudoso que de las correlaciones entre especies aisladas pueda concluirse la homogeneidad de una población, tal como parece afirmar GOODALL. PAVILLARD (1927, pág. 17) hizo ya hincapié en que la homogeneidad no puede definirse exactamente ni medirse con precisión y que no es suficiente para la delimitación de asociaciones y su clasificación.



FIG. 26. Tundra homogénea de musgos y líquenes en Spitzberg, Svalbard. *a)* Zona de *Lecanora polytropa* de 7 m de ancho y color amarillo claro (sin ninguna otra planta); *b)* zona central de 14 m de ancho de líquenes crustáceos más oscuros con *Rhizocarpon badioatrum, R. polycarpum, Lecanora gibbosa, L. polytropa; c)* zona parda negruzca de musgos y líquenes, muy extensa, con *Gyrophora cylindrica, G. erosa, G. arctica, G. hyperborea, Sphaerophorus globosus, Rhacomitrium hypnoides,* etc. (arriba, a la derecha). (Foto LID, 18 de julio de 1920.)

Como lo que se le exige a una colonia para que sea homogénea no depende únicamente de la actitud subjetiva del investigador, sino que depende también de la vegetación, resulta difícil decidir si una vegetación es homogénea o no. Según ALMQUIST (1929, pág. 42) el estudio de muchas comunidades conduce a un compromiso entre la consideración de la homogeneidad por una parte, y por otra, la tolerancia con respecto a la variabilidad de la vegetación. KALLIOLA (1939, página 40) añade: «la homogeneidad no puede determinarse exactamente cualitativa ni cuantitativamente». Una de las sociaciones más homogéneas y mejor delimitadas es la de *Empetrum* y *Vaccinium myrtillus* de Laponia (Fig. 27).

Si bien la homogeneidad no puede expresarse mediante una fórmula sencilla, habrá que tener siempre en cuenta en los inventarios de campo que la población vegetal que se delimite sea lo más homogénea posible. Resulta comprensible que estas exigencias en cuanto a la homogeneidad sean más laxas en las zonas complejas ricas en especies.

En todos los inventarios de vegetación hay que atender en primer lugar a la

* «La distribución de una especie en un área de vegetación es homogénea si existe en ella alguna muestra en la que la variación respecto a otra muestra semejante sea independiente de la distancia entre ambas» (en inglés en el original). (*N. del T.*)



FIG. 27. Sociación de *Empetrum* y *Vaccinium myrtillus* rica en musgos en el momento de la fusión de la nieve en la Laponia finesa. (Foto KALLIOLA.)

homogeneidad fisionómica; de todos modos, no hay que olvidar que bajo una apariencia externa homogénea (por ejemplo, un estrato superior totalmente homogéneo) pueden ocultarse poblaciones vegetales que difieren florísticamente en gran manera (estratos inferiores) y que deben tenerse en cuenta. La homogeneidad florística es fundamental para un inventario de una comunidad y puede coincidir con la fisionómica, aunque no debe hacerlo necesariamente.

Frecuencia. La curva de frecuencia, tal como resulta al emplear el método de RAUNKIAER, puede considerarse como una expresión aproximada de la homogeneidad de una población. RAUNKIAER (1913, 1918) basa sus investigaciones de «frecuencia» en el estudio de pequeños cuadrados o círculos de 0,1, 0,5 y 1,0 m^2, que se colocan 25, 50 ó 100 veces en lugares cada vez distintos de la población homogénea estudiada. Se anota la lista de especies de cada una de

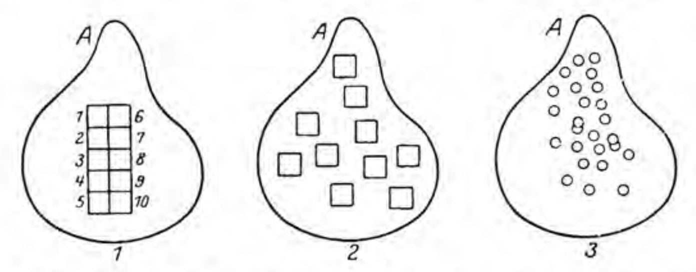


FIG. 28. Toma de muestras de vegetación para la determinación de la frecuencia en un representante de comunidad (individuo de asociación A).

las pequeñas superficies (pero sin contar el número de individuos). El número de superficies en las que aparece una especie indicará su grado de frecuencia. RAUNKIAER refiere siempre las cifras obtenidas a 100 unidades de superficie (porcentaje de frecuencia), para que los resultados sean directamente comparables.

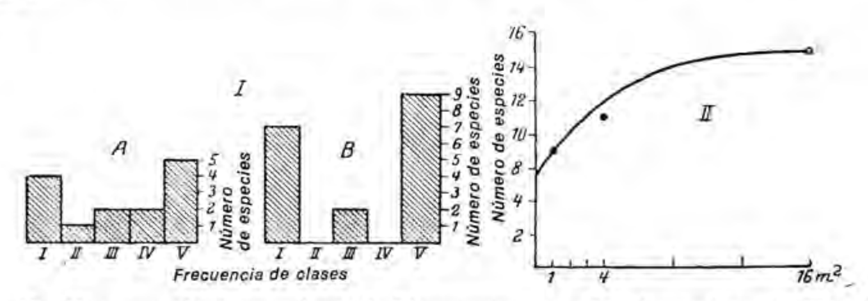


FIG. 29. Diagrama de frecuencias del *Rhyncosporetum albae* homogéneo de Zugerberg. *A*, establecido mediante áreas de 1 m²; *B*, con áreas de 4 m² (10 muestras). *II*, curva de número de especies y área del mismo representante de comunidad.

Las determinaciones de la frecuencia pueden realizarse también bajo el nombre de determinación de constancia, considerándose en este caso menor número de cuadrados (10 a 20), pero de mayor superficie (1 a 4 m²) (Fig. 29*I A, B*). Las muestras se toman, como en la determinación de densidad, bien según una ordenación regular (CLEMENTS, LAGERBERG, ALLORGE) o bien distribuidas al azar en la población homogénea (RAUNKIAER) (Fig. 28).

Para su representación se forma un diagrama con los resultados, en el que las especies se distribuyen en 5 ó 10 clases de frecuencia.

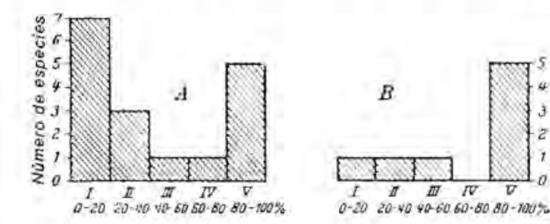


FIG. 30. A. Diagrama de frecuencias de un representante de la asociación de *Carex rostrata* y *Sphagnum lindbergii* en Nedalen, Noruega (20 muestras de 1 m²) (según NORDHAGEN, 1922). B. Lo mismo en una población del *Scirpo-Phragmitetum* en Montpellier (10 muestras de 1 m²).

A medida que aumenta el tamaño de las superficies aunmenta también constantemente la clase de frecuencia mayor, mientras que generalmente la clase menor suele disminuir.

KYLIN (1926, pág. 148) ha explicado muy claramente de un modo teórico este desplazamiento en las clases. La figura 29 da un ejemplo concreto correspondiente al *Rhynchosporetum albae,* que es extremadamente homogéneo.

Los diagramas de frecuencia son únicamente comparables entre sí cuando se han considerado superficies del mismo tamaño.

Si se cumple esta premisa, los diagramas con un número relativamente elevado de especies en las clases de frecuencia altas y con un número escaso en las bajas corresponderán a superficies de vegetación florísticamente homogéneas; las que tengan pocas especies en las de clase elevada y muchas en las inferiores

corresponderán a poblaciones florísticamente heterogéneas. La figura 30 *B* representa una colonia muy homogénea y la 30 *A* otra de homogeneidad media. El diagrama del *Scirpo-Phragmitetum* (Fig. 30) demuestra, a pesar de todo, que estos diagramas no pueden expresar el grado de equilibrio o el origen natural

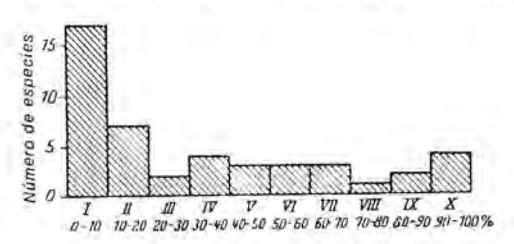


FIG. 31. Diagrama de frecuencias del *Mugo-Ericetum carneae* florísticamente poco homogéneo (10 cuadrados de medio metro cuadrado).

de una colonia. En efecto, se trata de una zanja ancha abierta hace unos veinte años y que ha sido ocupada actualmente por una densa vegetación extremadamente uniforme.

Las colonias aparentemente homogéneas por su fisionomía pueden presentar sin embargo una homogeneidad escasa cuando se las observa con atención. El bosque de *Pinus mugo* muy rico en *Erica* (*Mugo-Ericetum*) del Parque Nacional Suizo, en el que no ha habido ninguna intervención humana, proporciona un ejemplo de este tipo (Fig. 31).

EMBERGER (1954) en sus determinaciones de frecuencia efectuadas en la selva virgen tropical de la Costa de Marfil, obtuvo diagramas que se acercaban al diagrama normal de RAUNKIAER, pero no mostraban el aumento en el número de

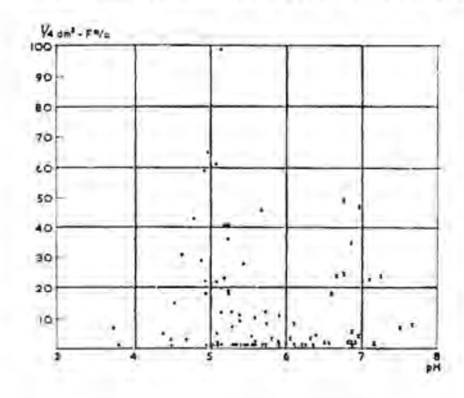


FIG. 32. Porcentaje de frecuencias de *Sieglingia decumbens* (·) y *Trifolium fragiferum* (×) en las comunidades de pradera de Holanda. (DE VRIES, in litt.)

especies correspondientes a la clase superior. Según él, ello se debería a la gran riqueza en especies de estos bosques y a la falta simultánea de especies dominantes.

Las especies de la clase de frecuencia mayor se han denominado también «constantes locales» o simplemente constantes; esta expresión debería evitarse y sustituirla por la de especies «muy frecuentes». La frecuencia de las especies en los cuadrados se expresa en % (frecuencia %, véase también constancia, pág. 74).

Abundancia de grupos. SCHWICKERATH entiende como abundancia de los grupos «la suma de todos los valores de la escala combinada de abundancia y cobertura (5, 4, 3, 2, 1)» de los distintos grupos de especies de una población

homogénea (grupo de las especies características, de las especies constantes, etc.).

En el concepto de abundancia de grupo se incluye tanto el número de especies del grupo considerado como la «cantidad» presente (estimada), de modo que se tengan en cuenta las proporciones aproximadas de los grupos de especies.

SCHWICKERATH utiliza la representación en curvas para valorar la abundancia de grupos [1].

Ha dibujado curvas de abundancia de grupos para numerosas asociaciones. Las curvas de los grupos de especies características y de las especies más constantes muestran una tendencia conjunta y también muchas veces presentan en parte un curso común.

SCHWICKERATH deriva de aquí su «principio de compensación y dirección» que dice que en las comunidades típicas el grupo de las especies características y de las constantes muestran una acusada dependencia. «Cuando el grupo de especies características está bien desarrollado, también lo estará el grupo de las acompañantes constantes» (SCHWICKERATH, 1940, pág. 62).

El concepto de abundancia de grupo puede emplearse naturalmente también respecto a los grupos ecológicos o de otro tipo.

Valor de grupo. El trabajo de TÜXEN y ELLENBERG (1937), tan rico en ideas, aporta un avance en la valoración cuantitativa de los representantes de la comunidad.

Los autores distinguen entre un valor sistemático de grupo, que da una medida de la significación de un grupo de especies en una comunidad (ejemplo: la relación entre las especies del *Fagion* y del *Fraxino-Carpinion* en algunas comunidades forestales del noroeste de Alemania) y un valor ecológico de grupo, que emplea los grupos de especies ecológicamente afines como instrumentos ecológicos de medida.

«La equivalencia entre observaciones ecológicas y resultados de medidas, por una parte, y comunidad vegetal (combinación de especies), por otra, se convierte en más significativa y utilizable en la práctica cuanto mejor se consiga utilizar la comunidad vegetal o los grupos de especies como instrumento de medida (cuantitativo) y no sólo como indicador (cualitativo)» (l. c., 1937, pág. 179).

De todos modos no hay que olvidar que el valor de indicador ecológico de una especie no es generalmente una magnitud claramente definible, sino que puede variar, lo mismo que la fidelidad, al pasar de un sinecosistema a otro, y también de una zona climática a otra.

Es mejor transformar las cifras usuales de cantidad de la escala combinada de seis valores (véase pág. 38) (+, 1, 2, 3, 4, 5) en porcentajes de cobertura del siguiente modo:

Escala de magnitudes	Grado de cobertura, en %	Porcentaje medio de cobertura
5	75 a 100	87,5
4	50 a 75	62,5
3	25 a 50	37,5
2	10 a 25	17,5
1	1 a 10	5,0
+	— a —	0,1

[1] El valor de grupo basado en el número de especies (cierto que sin consideración de la cantidad) fue ya empleado en las representaciones gráficas por curvas dadas por BRAUN-BLANQUET (1936, pág. 273).

Luego se determina la suma total de los porcentajes medios de cobertura de cada especie de la tabla de asociación, pudiéndose despreciar las especies accidentales. Para obtener los valores medios de cobertura se divide la suma de los porcentajes de cobertura de la especie por el número de inventarios contenidos en la tabla y se redondea el resultado multiplicándolo por 100.

$$\frac{\text{Suma de los porcentajes promedio de cobertura de una especie}}{\text{Número de los inventarios de la tabla de asociación}} \times 100 = \text{valor de cobertura}$$

Los grados de presencia de las especies se añaden como exponentes al valor de cobertura (n^X=presencia máxima, n^I=presencia mínima).

Los valores de cobertura de las especies de una asociación son comparables entre sí y proporcionan una buena base para la consideración de la importancia sociológica de las especies en la comunidad, si se tiene en cuenta a la vez el grado de presencia, la vitalidad, los procesos de desarrollo temporario, la estratificación y las formas vitales.

Si hay que comparar entre sí los valores de cobertura de las especies de distintas tablas de asociación, habrá que promediarlos y expresarlos en porcentaje si es que el número de inventarios de las tablas consideradas no coincide, como es lo común.

De este modo se consigue una medida para la valoración sociológica de las especies en las comunidades que se comparan. Como ejemplo puede servir la comparación de la landa de *Loiseleuria* en los Alpes y en los Pirineos (véase página 52).

Estratificación. La estratificación en la vegetación nos lleva a considerar las formas vitales, ya que a cada estrato de vegetación le corresponden también distintas clases de dichas formas.

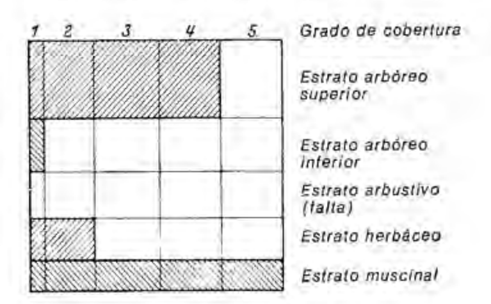


FIG. 33. Estratificación en un monte de *Picea* en la Selva Negra. Julio de 1926.

Los estratos pueden estar muy claramente delimitados como en los bosques cerrados de pino albar, picea o hayas, o bien muy mal definidos como en los bosques mixtos naturales de planifolios y de coníferas (Fig. 33) o en la selva virgen tropical (véase Fig. 34).

De todos modos, los estratos particulares están siempre relacionados entre sí y no pueden separarse como unidades ecológicas especiales (véase también KRIEGER, 1936).

El concepto de estratificación se remonta a KERNER (1863) y a RAGNAR HULT (1881). Este último no diferenciaba menos de siete estratos en sus descripciones de vegetación y las representaba también gráficamente en relación con sus formas básicas.

TABLA 1. *Comparación de las razas pirenaica y alpígena del*

Forma vital	Número del inventario ... / Altitud (m s. m.) ... / Inclinación ... / Cobertura (%) ... / Superficie del inventario (m2) ...	1 / 2480 / NE. 10° / 80 / 4	3 / 2510 / NW. 10° / 80 / 4	3 / 2280 / N. 30° / 100 / 4
	Especies características de la asociación			
Ch. v.	*Loiseleuria procumbens* ...	5.5	5.5	4.4
Ch. l.	*Cetraria crispa* ...	2.2	2.2	2.2
Ch. l.	*Cetraria nivalis* ...	+	1.1	+
Ch. l.	*Cetraria cucullata* ...	2.1	2.1	+
Ch. l.	*Alectoria ochroleuca* ...	2.2	2.1	2.2
	Especies características de alianza y orden (*Vaccinio-Piceetalia*)			
Ch. s.	*Vaccinium uliginosum* ...	+°	2.1°	2.2
Ch. l.	*Cladonia uncialis* ...	.	.	+
Ch. s.	*Empetrum hermaphroditum* ...	.	.	.
	Acompañantes			
H. c.	*Festuca supina* * ...	+	1.1	.
H. c.	*Juncus trifidus* ...	+	+	+
Ch. p.	*Silene acaulis* (*incl. exscapa*) ...	+.2	.	+
H. sc.	*Avena versicolor* ...	(+)	(+)	.
H. sc.	*Phyteuma hemisphaericum* ...	(+)	+	.
H. sc.	*Silene ciliata* * ...	(+)	+	+
H. sc.	*Luzula lutea* ...	(+)	1.1	1.1
Ch. p.	*Minuartia sedoides* ...	.	.	.
H. c.	*Carex curvula* ...	.	+	.
H. c.	*Saxifraga moschata* ...	+	.	.
H. r.	*Primula integrifolia* ...	.	+	+
H. r.	*Androsace carnea* * ...	.	.	.
Ch.	*Jasione humilis* * ...	+.2	.	.
Ch. p.	*Minuartia recurva* ...	+.2	.	.
G. r.	*Polygonum viviparum* ...	.	.	.
H. c.	*Deschampsia flexuosa v. alpina* ...	.	.	+
T.	*Euphrasia minima* ...	.	.	.
H. r.	*Carex ericetorum* ...	.	.	.
H. sc.	*Pulsatilla vernalis* ...	.	.	.
Ch. s.	*Chrysanthemum alpinum* ...	.	.	.
	Criptógamas			
Ch. l.	*Thamnolia vermicularis* ...	1.1	1.1	2.1
Ch. l.	*Cetraria islandica* ...	1.1	+	2.2
Ch. l.	*Cladonia silvatica* ...	.	.	2.1
Ch. l.	*Cladonia rangiferina* ...	.	.	+
Ch. p.	*Polytrichum juniperinum* ...	.	.	.

* Inexistentes en los Alpes de la Engadina.

Loiseleurio-Cetrarietum basada en la cobertura de las especies

4 2315 N. 10° 100 4 (8)	5 2550 NW. 20° 80 4	6 2270 NW. 20° 90 4	7 2510 N. 10° 90 4 (100)	8 2280 NE. 10° 100 1	9 2440 NE. 25° 100 2	10 2465 N. 2° 90 4	Valor de cobertura	
							Raza pirenaica	Raza alpígena (10 inventarios tomados en la Engadina)
5.5	4.4	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	8250	7440
3.2	1.2	2.2	2.2	1.2	3.2	3.2	2100	575
2.2	1.1	1.1	1.2	1.1	+	(+)	428	1875
+	.	.	3.2	3.4	+	+	1104	1378
1.2	1.1	+	.	.	.	.	626	178
+°	3.2	1.2	.	2.1	2.1	(+)	1128	605
.	.	.	.	.	+	.	2	1
.	.	.	.	+	.	.	1	1
+	+	+	+	+	+	1.1	107	.
+	+	.	.	.	+	.	6	(1)
+	+.2	.	.	.	.	+	5	1
.	+	.	.	+	+	.	5	178
.	+	.	.	+	1.1	(+)	55	8
(+)	.	.	.	.	+	.	5	.
.	.	.	.	.	1.1	.	151	1
.	+	.	.	.	+	.	2	3
.	+	.	+	.	.	+	4	53
.	.	.	+	.	.	.	2	.
.	+	.	.	.	+	.	4	(3)
.	.	.	.	+		.	1	.
.	.	.	+	(+)	.	.	3	.
.	.	+	+	.	.	.	3	(1)
+	.	+	(+)	.	.	.	3	5
.	.	.	.	.	.	.	1	5
+	.	.	+	.	.	.	2	2
.	.	.	.	.	.	(+)	1	27
.	.	.	.	.	.	+	1	3
.	.	.	.	.	.	+	1	3
2.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	+	701	253
.	2.2	.	.	2.2	+	.	577	1227
.	+	(+)	.	2.1	1.1	.	402	1176
.	+	.	.	.	+	.	3	27
.	.	.	+	.	.	.	1	6

Normalmente basta con diferenciar cuatro estratos principales:

arbóreo	herbáceo
arbustivo	muscinal

Según las necesidades, pueden subdividirse estos estratos principales; pueden distinguirse un estrato herbáceo superior e inferior (en las formaciones megafórbicas) (Fig. 35) y también un estrato arbóreo inferior, medio y superior (en bosques tropicales). Para una representación gráfica de la estratificación resulta idónea una proyección vertical de la asociación (Fig. 34).

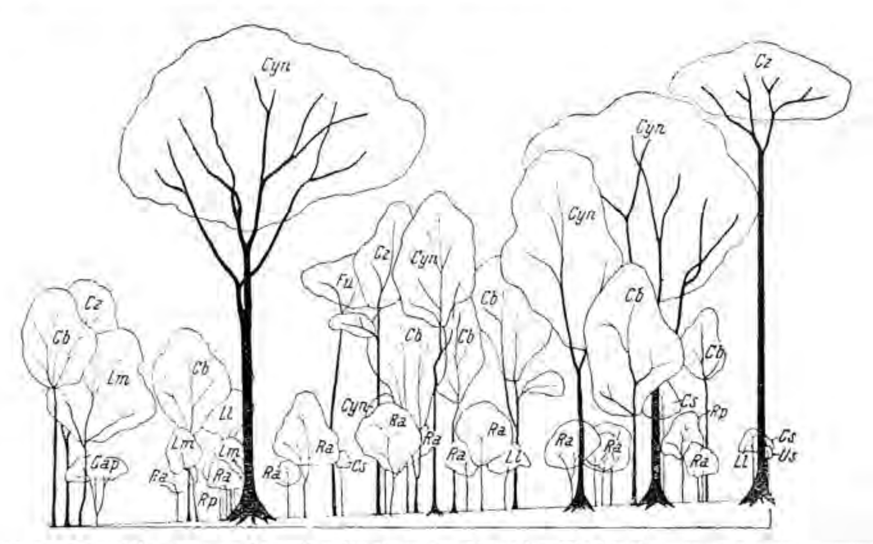


FIG. 34. Estratificación en la selva lluviosa de Uganda. El dibujo muestra una transección de 61 m de largo y 7 m de ancho que contiene 44 árboles de 4,6 m como mínimo. La situación y las relaciones de tamaño se han conservado fielmente (según EGGELING, 1947).

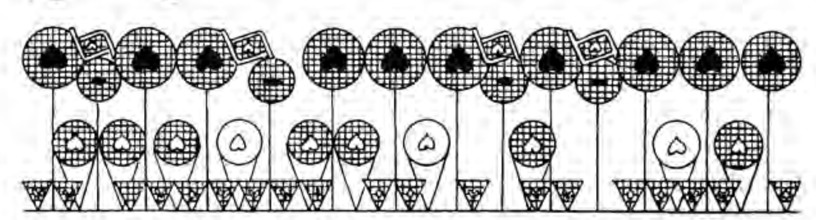
Cap Capparis afzelii
Cb Celtis browni
Cs Celtis spyauxii
Cyn Cynometra alexandri
Cz Celtis zenkeri
Fu Funtumia elastica
Ll Lepidoturus laxiflorus
Lm Lasiodiscus mildbraedii
Ra Rinorea ardisiaeflora
Rp Rinorea poggei
Us Uvariopsis n. sp.

Representación gráfica de los estratos. DANSEREAU (1959, 1960) se ha ocupado intensamente de la representación gráfica de la estratificación. Intenta comprender la estructura de las comunidades vegetales a través de diagramas. Los diagramas son muy expresivos, pero para que puedan ser legibles no deben estar sobrecargados de símbolos. SUZUKI (1954) emplea los símbolos de DANSEREAU en el bosque esclerofilo del *Shiietum sieboldi* en el Japón (Fig. 35).

Estos diagramas de asociaciones nuevamente descritas correspondientes a zonas poco conocidas facilitan la comprensión de su estructura. Colocados unos al lado de otros permiten que las diferencias en la estructura de las comunidades se pongan de manifiesto al primer golpe de vista.

La estratificación característica de las comunidades vegetales es el resultado de un largo proceso de adaptación y selección, en el que el factor luz ha tenido una gran importancia. Los estratos inferiores deben estar más adaptados a una

deficiencia de luz cuanto más numerosos sean los estratos superiores y más aprovechado esté, en cuanto a espacio y tiempo, el lugar de que disponen. Por otra parte, los estratos inferiores están menos expuestos a las oscilaciones en el calor, humedad del aire o a las influencias del viento. Además del factor luz dependen también de las acciones físico-químicas indirectas de las plantas que componen el estrato superior (actividad de las raíces, densidad, tipo de descomposición y procesos químicos de la hojarasca).





Arboles perennifolios esclerofilos, macrofilos y mesofilos

Arboles aciculifolios



Arbustos perennifolios malacofilos



Arbustos caducifolios



Estrato herbáceo siempre verde (helechos, hierbas de hojas pequeñas)



Lianas malacófilas

FIG. 35. Bosque esclerofilo en el Japón (*Shiietum sieboldi*) (SUZUKI, 1954).

Relaciones entre estratos. Dos o más estratos de la vegetación pueden encontrarse íntimamente ligados y aparecer sólo juntos entre sí; tal sucede en los estratos herbáceo y muscinal del *Centunculo-Anthoceretum* y de las comunidades del *Isoëtion*, con los estratos muscinal y arbustivo de algunos tipos de turbera alta, con el estrato arbustivo de *Ruscus aculeatus* en el bosque de *Quercus ilex;* los distintos estratos inferiores pueden aparecer unidos a dos o más estratos superiores o pueden ser también independientes. En el primero de los tres casos se tratará de estratos íntimamente relacionados y en el segundo de estratos transgresivos. De este último tipo son el *Rhododendro-Vaccinetum* de los Alpes, que puede hallarse en el bosque de *Pinus cembra, Pinus mugo* y *Larix decidua,* o bien fuera del bosque; la asociación de *Rosmarinus* y *Lithospermum fruticosum* del sur de Francia (con o sin estrato superior de *Pinus salzmanni* o *Pinus ha-*

lepensis); un estrato de *Calluna*, de *Thymus vulgaris* o *Hylocomium* puede presentarse en asociaciones muy diversas.

Entre los estratos íntimamente ligados se encuentran aquellos que dependen y están condicionados por otros estratos determinados. Como estratos dependientes de este tipo se puede considerar el arbustivo de laurifolios, muy desarrollado en el bosque virgen de *Quercus ilex* en el Atlas (BR.-BL. y MAIRE, 1924), el es-



FIG. 36. Estratificación en un *Querco-Carpinetum podolicum* bistratificado, poco influido por el hombre, en Szutromince, Podolia. (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

trato herbáceo, rico en especies, del *Querco-Lithospermetum podolicum* (SZAFER, 1935) y el de helechos en los bosques de *Fraxinus* y *Corylus* de Irlanda occidental. Algunas comunidades dependientes epifíticas están íntimamente ligadas a determinados estratos de comunidades de fanerófitos.

Estratificación en las raíces. A la estratificación aérea le corresponde otra subterránea sobre la que ya en 1906 insistió WOODHEAD.

Por lo general, se acepta que los distintos estratos de las raíces de las plantas herbáceas con órganos radicales poco profundos, de los arbustos y de los árboles son «edáficamente complementarios» en relación con la captación de alimentos,

esto es, se van reemplazando unos a otros. Esta opinión no responde a la realidad, por lo menos de una forma general, pues LINKOLA y TIIRIKKA (l. c.) pudieron demostrar que la mayoría de las plantas de las comunidades investigadas poseían ápices radicales capaces de absorción desde los horizontes más superficiales del suelo hasta los más profundos alcanzados.

En algunos perfiles de suelos el estrato superficial más rico en nutrientes suministra a los más profundos.

Las investigaciones experimentales de WATT y FRASER (1933) en hayedos de Inglaterra indican que no sólo los órganos vegetales aéreos, al disminuir la luz, pueden influir intensamente en el desarrollo de las hierbas de raíces poco pro-

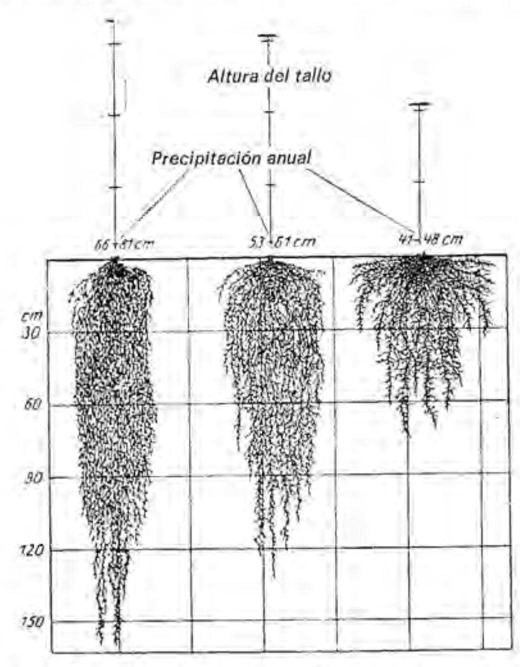


FIG. 37. Sistema radical del trigo bajo distintas condiciones de precipitación (según WEAVER).

fundas, sino que también lo hacen los distintos estratos de las raíces de los árboles. Esto mismo es válido para los policormos de *Cynodon dactylon* en comunidades de malas hierbas y en comunidades pisoteadas.

WEAVER (1920, 1925) ha realizado en Norteamérica investigaciones muy valiosas acerca de la estratificación de las raíces. Pudo demostrar mediante experimentos la influencia de la humedad del suelo, el tamaño de las partículas del suelo, la distribución de los nutrientes en el suelo, etc., sobre la formación y estratificación de las raíces, y pudo expresar esta influencia numéricamente. Una planta que crezca sobre el mismo suelo, pero bajo distintas intensidades de precipitación, presenta un desarrollo totalmente distinto de las raíces, tal como viene representado en la figura 37.

El sistema radical y especialmente los órganos reservantes se desarrollan más y mejor en condiciones de iluminación intensa que en la sombra (COMBES, 1946).

Algunas raíces son muy sensibles frente a la luz y poseen la capacidad de

dirigir el crecimiento de los rizomas hacia ella. RAUNKIAER (1914) ha demostrado que si el rizoma de *Polygonatum multiflorum* se halla a la distancia adecuada de la superficie del suelo, continúa su crecimiento en sentido horizontal. Sin embargo, si se lo coloca a mayor profundidad por adición de tierra, crecerá oblicuamente hacia arriba.

La estructura y el contenido en nutrientes de los distintos horizontes del suelo favorecen la estratificación de la raíz.

Es conocida la influencia de la aireación sobre la disposición de las raíces. El sistema radical en suelos húmedos y mal aireados tiene un desarrollo raquítico y tiende a extenderse de plano en el horizonte superior, que es el que está relativamente mejor aireado (Pino albar y abedules en la turbera alta, *Salicetum herbaceae* de los ventisqueros).

La influencia de la acidez del suelo es semejante, cuando los suelos básicos, ricos en cal, tienen por encima una capa ácida de humus. Las raíces de las especies acidófilas, que normalmente son profundas, serán en este caso más cortas y no penetran en los suelos básicos (véase BR.-BL., 1961; pág. 173).

Si sobre una roca plana hay sólo una pequeña capa de tierra podrán sostenerse arbustos e incluso árboles, si extienden su sistema radical superficialmente para poderlo introducir ocasionalmente en una hendidura (véase Fig. 316, página 539).

Disposición de las raíces. La disposición y distribución de las raíces ha sido estudiada en las comunidades vegetales naturales por KUJALA (1926), LINKOLA y TIIRINKA (1936), KALELA (1937), KIUENHEIMO (1947) y últimamente con más intensidad por SALYT (1960) y KUTSCHERA (1960).

En los prados húmedos, *Galium uliginosum* tiene las raíces sumamente superficiales; no alcanza una profundidad superior a 2 cm. La mayor profundidad (190 cm) se midió en la raíz de *Deschampsia caespitosa*. Los 10 cm superiores del suelo contenían del 83 al 88% de la masa de raíces, expresada en peso seco.

La raíz puede adquirir diversos tipos de formas, como los de cono, maza, cilindro o disco.

KULTIASOFF (1927) ha estudiado la disminución de peso de la masa radical con la profundidad en el suelo en la estepa de Asia media.

TABLA 2. *Disminución de la masa de raíces con la profundidad en el suelo en la estepa de terófitos de Taschkent*

Profundidad del suelo en cm	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70
Masa de las raíces en gramos	14,0	84	20,6	3,0	2,2	3,0	1,5

El peso de la masa de hierbas en la estepa terofítica de Taschkent no alcanza más de 100 g por metro cúbico, mientras que el peso de las raíces es de 1515,3 g, esto es, 15 veces superior. La principal masa de raíces la proporciona *Carex hosti*.

Para investigar la masa de raíces hay que separar bloques enteros de tierra con las raíces que contienen y luego ir lavándolos desde abajo. La figura 38 muestra un perfil de raíces tomado de SALYT (1960), el cual representa la distribución de la masa de las raíces en el suelo, expresada en clases de 20 cm de profundidad.

OPPENHEIMER (1936) introdujo el llamado armazón de raíces formado por unas planchas que permiten seguir exactamente la formación de raíces en las plántulas de árboles. El crecimiento principal de *Quercus calliprinos* y de *Quercus aegilops* de Palestina cae entre los meses de abril y junio. La raíz principal alcanza ya en el primer año una longitud de 60 a 80 cm, y en el segundo, unos 1,40 m.

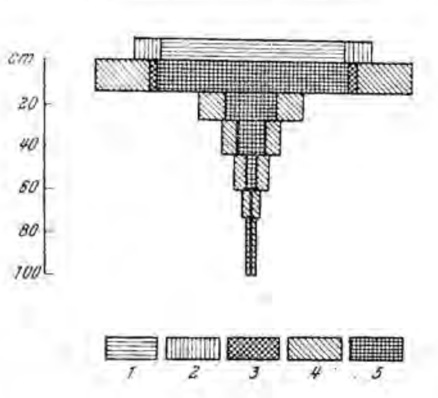


FIG. 38. Masa de las raíces en distintos horizontes del suelo en superficies de 1 m² (según SALYT, 1960). Asociación de *Stipa lessingiana* y *Festuca sulcata* en la zona del chernosiom típico.

1 Masa viva aérea. 2 Restos vegetales muertos. 3 Rizomas y bulbos. 4 Raíces pequeñas (diámetro inferior a 2 mm). *5 Raíces principales*

Perfil de las raíces. TCHOU ha realizado dibujos de la disposición de los principales tipos de raíces del *Populetum albae* del sur de Francia durante su desarrollo máximo en el mes de mayo (Fig. 39).

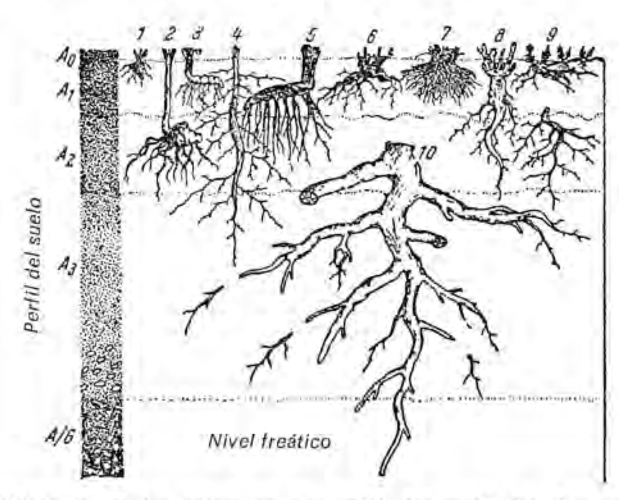


FIG. 39. Estratificación de las raíces en un perfil del suelo del *Populetum albae* en el sur de Francia (mayo de 1943, TCHOU, l. c.).

1 *Ficaria calthaefolia* (geófito bulboso)
2 *Arum italicum* (geófito bulboso)
3 *Symphytum tuberosum* (geófito bulboso)
4 *Populus alba* joven (macrofanerófito)
5 *Iris foetidissima* (geófito rizomatoso)
6 *Euphorbia amygdaloides* (hemicriptófito)
7 *Brachypodium silvaticum* (hemicriptófito)
8 *Lithospermum officinale* (geófito con yemas radicales)
9 *Galium mollugo ssp. dumetorum* (hemicriptófito)
10 *Populus alba* (macrofanerófito)

Las condiciones de aireación favorable en los horizontes superiores del suelo y las oscilaciones anuales del nivel de la capa freática hacen que las plantas herbáceas se acumulen en los horizontes A_1/A_2; por el contrario, *Populus alba* se afecta muy poco por un aumento del agua de la capa freática.

La estratificación de las raíces en comunidades alpinas de pedregales ha sido investigada por JENNY-LIPS (1930) y por H. HARTMANN (1957). Se encuentra íntimamente relacionada con la presencia discontinua de una capa fina de tierra.

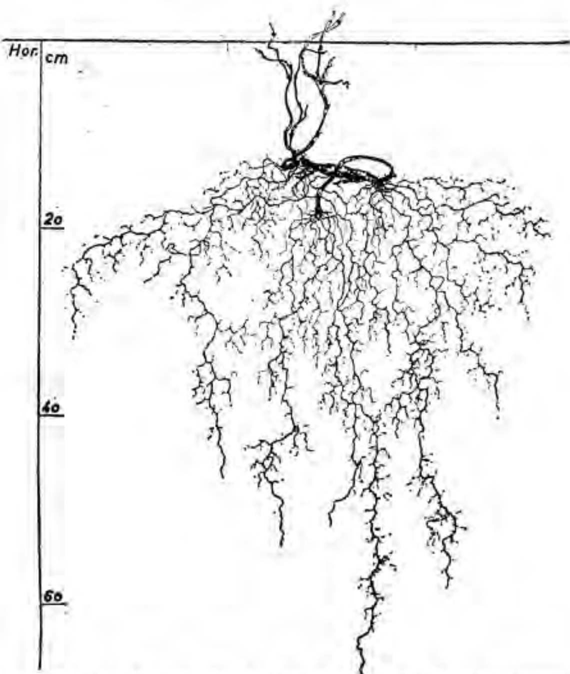


FIG. 40. Perfil de la raíz de *Silene cucubalus* (de KUTSCHERA, 1960).

El atlas de raíces de L. KUTSCHERA (Fig. 40) da ejemplos de perfiles de raíces de más de 200 malas hierbas y plantas de cultivo en su comportamiento con relación a la formación del suelo. Las raíces se pusieron al descubierto utilizando agujas de preparación, con el fin de evitar variaciones en la situación.

Sería conveniente poder disponer de una clasificación de las plantas basada en los tipos de raíces (véase pág. 567).

Vitalidad-fertilidad. El hecho de que una especie se presente frecuente y abundantemente en una comunidad vegetal determinada no significa todavía que sea ése su hábitat normal y que se desarrolle bien. Puede contarse entre las especies constantes de la asociación y ser, sin embargo, tan sólo una forastera insignificante para la comunidad, en el caso de que para el desarrollo de su ciclo vital, formación de semillas, requiera otras comunidades vegetales determinadas.

Grado de vitalidad. La vitalidad de una especie puede expresarse por los siguientes símbolos o números (1 a 4).

Plantas bien desarrolladas, que cumplen regularmente su ciclo vital completo (●; 1).

Plantas que se desarrollan débilmente pero se multiplican (sociabilidad disminuida, presencia escasa, enanismo, etc.), o con buen desarrollo, pero sin cumplir regularmente con su ciclo vital (⊙; 2) (Fig. 41).

Plantas que vegetan miserablemente y se multiplican, pero no presentan su ciclo vital completo (○; 3).



FIG. 41. Gran almohadilla, aunque estéril, de *Leucobryum glaucum* en el *Querco-Betuletum* extremadamente ácido del noroeste de Alemania. (Foto TÜXEN y PIETZSCH.)

Plantas que germinan esporádicamente pero que no se multiplican (○○; 4). A este grupo pertenecen muchas plantas adventicias efímeras.

Para evaluar la vitalidad hay que tener en cuenta la fructificación, formación de semillas o su fuerza de germinación (véase *Germinación*, pág. 507).

En los inventarios de campo no es siempre posible ocuparse con detenimiento de la vitalidad, aunque deberán señalarse siempre las especies con vitalidad disminuida y desarrollo raquítico, poniendo uno o dos ^{o} como exponente al nombre de la especie (*Pinus cembra*^{oo}); las especies en fructificación se indicarán con fr.

La compuesta *Ligularia sibirica* presenta plena vitalidad en la turbera baja de *Juncus acutiflorus* del macizo central francés y alcanza en ella hasta 2 m de altura. En el *Trichophoretum* inmediato aparecen también muchas plántulas debido a la abundante dispersión de las semillas, pero muy pocas llegan a la formación de tallo y hojas y ninguna a florecer. Se ve claramente como van muriendo. La vitalidad de *Ligularia* está muy disminuida en el *Trichophoretum*.

Variaciones en la vitalidad. Violentos cambios en la vitalidad del sotobosque se dan como consecuencia de una exposición a la luz o de una tala. Arbustos como *Vaccinium myrtillus, Calluna, Erica arborea, Cistus salviifolius* y otros, que van muriendo bajo la sombra de los árboles, recuperan su vitalidad y florecen y fructifican intensamente. Muchas especies de sombra, por el contrario, sólo se mantendrán a la luz en estado miserable.

WAGNER (1938) ha demostrado que las especies anuales de la alianza del *Tuberarion guttati* del sur de Francia requieren casi una iluminación total para su desarrollo completo; su mínimo, con una vitalidad disminuida, se encuentra entre 1/10 y 1/20 de luminosidad relativa. Los líquenes del suelo bajo la sombra de *Quercus ilex* alcanzan valores inferiores: *Cladonia endiviaefolia* (muy reducida) hasta 1/18 y *Cladonia rangiformis* hasta 1/36. *Lavandula stoechas* alcanza su mínimo bajo una luminosidad relativa de 1/50, pero sin poder florecer. El desarrollo de las especies que necesitan luz se ve dificultado por el crecimiento del bosque y si una especie puede aún continuar vegetando por un lapso de tiempo más o menos prolongado, irá perdiendo vitalidad y fuerza de competencia con el descenso en la luminosidad.

Las especies hidrófilas del *Phragmition* sufren variaciones semejantes en la vitalidad a medida que se va produciendo la colmatación. Esto condiciona la penetración del *Magnocaricion,* a su vez las especies de *Magnocaricion* viven cada vez peor a medida que aumenta la sequedad en las comunidades del *Molinion coeruleae* que le suceden. Las especies de grandes cárices aún presentes en los primeros estadios del *Molinion* apenas llegan a florecer; son indicadores del desarrollo de la vegetación.

Las variaciones en la vegetación debidas a modificaciones en el nivel de la capa freática han sido estudiadas por ELLENBERG (1952). También se trató intensamente de ellas y se dieron numerosos ejemplos en el simposio de Stolzenau en octubre de 1953, acerca de la Fitosociología como puente entre la Agronomía y la gestión de las aguas (TÜXEN, 1954).

Los cambios en la vitalidad de las especies indican generalmente el sentido en que se desarrollará la evolución de una comunidad.

La figura 42 muestra la pérdida de vitalidad de *Scirpus maritimus* al penetrar en una laguna salobre.

En la cuestión de la pertenencia sociológica de las especies hay que tener también en cuenta las condiciones de vitalidad, porque no deja de tener importancia para las comunidades el que los constituyentes particulares cumplan con su ciclo completo y con una fuerza total, o bien que sobrevivan a duras penas.

Según LEMÉE (1953), en el desierto se manifiestan mejor las diferencias de vitalidad en el enanismo que en la disminución de fertilidad. Según él, la vitalidad es también un factor a considerar al tratar de la fidelidad a las comunidades.

Una planta superior sólo se encontrará verdaderamente en casa allí donde pueda dar flores y frutos. Una vitalidad disminuida indica que la especie no ha alcanzado todavía su óptimo, o que ya lo ha sobrepasado. Aquellas plantas muy numerosas que sólo se multiplican vegetativamente constituyen una excepción. De todos modos, la vitalidad juega también su papel en las comunidades de criptógamas. HÄYRÉN (1914) señala una asociación de *Lecanora maura* en los islotes rocosos de Tvärminne en Finlandia que se limita a la parte norte de las grietas, donde hay sombra; ahí es muy abundante y fructifica. En los lugares soleados no falta el liquen, pero es estéril y raquítico. Algunas plantas acuáticas, arbustos con fruto en baya y geófitos rizomatosos no llegan a la fructifica-

ción en gran parte de su área de distribución. Los investigadores de los países polares y altas montañas lo han indicado frecuentemente.

La estima de la vitalidad, tal como se realiza en los inventarios de campo, se ha de limitar forzosamente a unos pocos fenómenos fáciles de observar. Se obtiene un cuadro más exacto si se sigue el comportamiento de las especies durante su ciclo vital completo o durante un año. Esto no presenta grandes dificultades en los terófitos, aunque se deba considerar siempre el efecto de los factores de competencia.



FIG. 42. Vitalidad decreciente de *Scirpus maritimus* al penetrar en la laguna, Montpellier. (Foto S.I.G.M.A.)

La relación entre el número de plántulas y de ejemplares que fructifican da buena idea acerca de la prosperidad de las especies en las comunidades vegetales abiertas, donde la competencia se pone menos de manifiesto.

Thymus vulgaris germina en grandes cantidades en el *Brachypodietum ramosi* y el *Onobrychi-Barbuletum* de las garrigas, pero son relativamente pocos los ejemplares que llegan a fructificar y a mediados de verano se pueden encontrar cientos de miles de plántulas y plantas jóvenes agostadas en un espacio de pocos metros cuadrados.

SIMONS (1954) estudió comparativamente en cuadrados fijos, durante la época primaveral de mayor desarrollo, la vitalidad de algunas especies importantes, con el fin de expresar con cifras la vitalidad y capacidad de competencia de los terófitos en el *Onobrychi-Barbuletum* y en el *Brachipodietum ramosi* de Montpellier.

El *Brachypodietum* dio un número de individuos mucho menor, mientras que el comportamiento de *Micropus erectus* indicaba que las especies mueren más rápidamente en el *Barbuletum.*

En los hongos parásitos se manifiesta la vitalidad por la capacidad de infección. HAMMARLUND (Hereditas 6, 1925) ha demostrado que las esporas de algunas erisifáceas que germinan en las primeras veinticuatro horas tienen una capacidad de infección mucho mayor que las que germinan más tarde. La vitalidad puede determinarse indirectamente en este caso por cálculo del tiempo transcurrido hasta la germinación.

Calidad forestal. La clasificación de calidad desde el punto de vista forestal está relacionada con la determinación de vitalidad. Las clases forestales de calidad se basan únicamente en el rendimiento en madera. Se distinguen cinco clases, siendo 1 la menor, la de menor rendimiento, y 5 la mejor, la de mayor rendimiento.

Como ejemplo drástico de las diferencias en calidad y vitalidad en las distintas comunidades de bosques del Parque Nacional Suizo citaremos el comportamiento del cembro (*Pinus cembra*). *Pinus cembra* germina muy bien en el *Pino-*

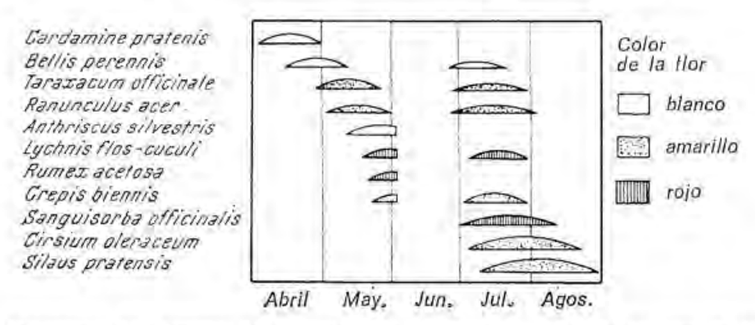


FIG. 43. Diagrama del tiempo de floración de algunas de las hierbas que determinan los aspectos en el *Arrhenatheretum* de la cuenca del Neckar (de ELLENBERG, 1956).

Caricetum humilis caluroso y seco de las solanas, pero las plántulas mueren rápidamente (vitalidad ^{oo}); en el *Mugo-Ericetum caricetosum humilis* vecino con sotobosque de *Erica carnea,* pero sin hilocomios, no son raras las plántulas de cembro, pero mueren regularmente al cabo de algunos años. El cembro se desarrolla mejor en el *Mugo-Ericetum hylocomietosum,* cuyo estrato muscinal formado por hilocomios constituye un buen lecho para la germinación. Aunque mueran gran número de plántulas, pueden todavía sobrevivir algunas (calidad de 1 a 2). En la población limítrofe intermedia entre el *Mugo-Ericetum hylocomietosum* y el *Rhododendro-Vaccinietum* se desarrollan muchas plántulas de cembro hasta árboles (calidad de 2 a 3). En el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum* típico con hilocomios, rico en musgos, es donde *Pinus cembra* alcanza su óptimo y domina en la competencia a todos los demás árboles (calidad de 4 a 5; BR.-BL., PALLMANN, BACH. 1954).

Estado de desarrollo de las especies. Se recomienda anotar en los inventarios el estado de desarrollo de las especies. Lo más sencillo es utilizar abreviaciones como:

fl. = floreciendo	gm. = sólo con yemas
fr. = fructificando	pl. = plántula
st. = estéril	m. = muerto

Del estado de desarrollo de las especies puede deducirse el aspecto temporario de la comunidad, que puede representarse esquemáticamente (Fig. 43).

Reservamos para el capítulo quinto una consideración más profunda de la periodicidad (pág. 487).

C) Tabulación de las comunidades

«El camino propio de la investigación científica es y era el de reconocer todo aquello que es lo bastante homogéneo, de descomponer la compleja red de lo que parece único e individual en sus elementos y ordenarla de nuevo de acuerdo con criterios que permitan una visión comprensiva de la realidad» (NIGGLI, 1947).

Si trasladamos esto a la Fitosociología significará que de la multiplicidad de los inventarios de vegetación hay que seleccionar los semejantes y reunir los inventarios concretos concordantes en tipos abstractos que pueden permitir una clasificación, ya que a medida que aumenta el número de descripciones de poblaciones vegetales se hace más necesaria su clasificación racional.

Los métodos cuantitativos son poco útiles en esta transición de la consideración concreta de la vegetación a su consideración abstracta (ASHBY, pág. 223). Pero si no podemos prescindir de ellos, debemos ser conscientes de que el material base sobre el que trabajamos son solamente los inventarios de vegetación, cuyo valor depende más que nada de la capacidad y preparación del investigador, de su conocimiento de las especies y además de hasta qué nivel se ha estudiado florísticamente la zona y de otras circunstancias.

Los inventarios de vegetación, bien elaborados y más o menos concordantes entre sí, reunidos en una tabla conducen a la unidad abstracta de vegetación, al tipo de vegetación.

Tablas de comunidad. Los resultados analíticos de los trabajos de campo reunidos en la tabla de la comunidad pueden valorarse sociológicamente.

De la reunión en tablas de los inventarios de poblaciones vegetales lo mejor desarrolladas posible, equilibradas y más o menos concordantes se obtiene el grado de presencia en la comunidad de las especies, mientras que la comparación de las tablas de comunidad de una región extensa es la base para apreciar la limitación de las especies a determinadas comunidades, para reconocer su fidelidad social.

Los resultados de las tablas pueden representarse gráficamente de muchas formas, tal como ha indicado FREY-WYSSLING (1928). Ellos permiten apreciar el trabajo, cuidado, exactitud y calidad del investigador. Las tablas realizadas con cuidado son más expresivas para el experto que una descripción muy larga; constituyen el fundamento esencial de la sistemática de comunidades.

Tablas de sociación. Las tablas de sociación nos dan por lo general una lista ordenada de especies presente en un número de cuadrados (diez o más) de 1/4, 1/2, 1 ó 4 m² de superficie. Las especies se ordenan según estratos y formas vitales; se indica el grado de cobertura de cada especie en cada uno de los cuadrados y en la última columna la frecuencia en tanto por ciento de cada especie calculada a base de todos los cuadrados inventariados. De la reunión de varios inventarios particulares de la misma sociación se obtiene la constancia

Forma vital y exigencias edáficas		Subasociación						
	Número del inventario	1	2	3	4	5	6	7
	Substrato geológico	Ca		Ca	Ca	Ca	Ca	Ca
	Altitud, m s. n. m.	2000	2100	1850	2080	2100	1750	2040
	Exposición	N.	N.	NE.	N.	N.	N.	N.
	Inclinación (grados)	10°	30°-35°	10°	35°	30°	20°	15°
	Altura de los árboles (m)	3-4	5-6	3	6-8	6	5	< 8
	Grado de cobertura del estrato arbóreo %	30	10	60	50	50	50-60	60
	Grado de cobertura estrato herbáceo %	80	95-100	80	100	95	95	100
	Area del inventario (m²)	50 (100)	100	100	100	50	100	100
	Especies características de la asociación							
NP; bs.	*Rhododendron hirsutum*	4.3.4	1.2.3	4.3	4.3	3.3	3.3	4.3-4
Ch; bs.	*Arctostaphylos alpina*	2.2	3.3-4	+.2	2.3	2.2-3	2.2-3	+.3
NP; bs.	*Sorbus chamaemespilus*	.	+	+	.	+	+.2	+
NP; bs.	*Rhododendron intermedium* .	.	+	+	.	.	.	+
	Especies características de la alianza (*Pino-Ericion*)							
Ch; bs.	*Erica carnea*	3.3	2.2	2.2	3.3	2.2	.	2-3.2
Ch; i.	*Pyrola rotundifolia*	.	+	+	.	+	.	1.1
T; i.	*Melampyrum pratense v. alpestre*	.	.	+	.	.	+	.
G; bs.	*Gymnadenia odoratissima* ...	.	.	.	.	.	.	.
	Especies características de orden y clase (*Vacc.-Piceetalia, V.-Piceetea*)							
P; i.	*Pinus mugo*	2.3	1.2	4.5	3.2	3.2	4.3	4.3
NP; ac.	*Vaccinium uliginosum*	(+)	2.2	.	+	1.2	3.3	+.2
Ch; i.	*Pyrola secunda*	.	.	+	1.1	+	1.1	+
Ch; ac.	*Vaccinium vitis-idaea*	.	.	1.2	.	1.1	2.2	.
H; ac.	*Homogyne alpina*	.	(+)	.	.	+	+.1	+
P; i.	*Pinus cembra*	K.°	K.°	.	.	K.	.	.
H; ac.	*Luzula sieberi*	.	+	+	.	+	.	+
Ch; ac.	*Vaccinium myrtillus*	.	.	.	+	.	2.2	.
G; bs.	*Carex alba*	.	.	+	+	.	+	+
Chl; ac.	*Peltigera aphthosa*	.	.	+	.	.	.	.
Chl; ac.	*Cladonia grac. elongata*	.	.	.	.	.	+.2	.
T; i.	*Melampyrum silvaticum*	.	.	1.1	.	+	.	.
Ch; ac.	*Empetrum hermaphroditum* .	.	.	.	.	.	.	.
H; i.	*Hieracium murorum*	.		.	.	.	.	.
H; ac.	*Calamagrostis villosa*	.	.	.	.	.	.	.
NP; i.	*Juniperus nana*	.	.	.	.	+	.	.
P; i.	*Picea abies* (*Kml.*)	.	.	.	+	.	.	.
NP; i.	*Rosa pendulina*	.		.	.	.	.	.
H; ac.	*Pyrola uniflora*	.		.	.	.	.	.
BCh; ac.	*Ptilium crista-castrensis*	.		.	.	.	.	.
Ch; ac.	*Lycopodium selago*	.		.	.	.	.	.
NP; ac.	*Lonicera coerulea*	.		.	.	.	.	.

Rhododendretum hirsuti

hylocomietosum											
8 Ca 2100 NW. 35° 6-8	9 Ca 2050 N.NE. 30°-35° 8 (10)	10 Ca 1890 N. 35°-40° 8	11 Ca 2060 N.NW. 35°-40° 8-10	12 Ca 1850 N. 30° 6-12	13 Ca 2090 NW. 35° 8-12	14 Ca 2070 N. 30° 6-8	15 Ca 1970 N.NE. 35° 10 (15)	16 Si+Ca 1900 N. 30° 8 (10)	17 Ca 1880 N. 35° 8	Grado de presencia	Grado de cobertura
		60	50	40	50	40	25	50-60	40		
95 50	90 100	100 100 (200)	90 100	100 50	100 50	95 50	90 100	95 100 (200)	95 100 (200)		
4.3	3.3-4	4.4	4.4	3.4	3.3	3.3	4.4	3.4	2-3.3	17	4890
2.2	1.2-3	.	1.2	2.3	2.2	1.2	+.2	.	3.3	15	1250
+	+	+	+	1.2	.	.	1.2	.	+.2	12	64
.	.	.	.	.	1.2	2.3	.	+.2	.	6	134
2.2	2.2-3	3.3	4.3	1.2	2.2	1.2	2.2	2.2-3	2.2	16	2100
1.1	+	(+°)	+	+	(+)	1.1	1.1	2.1	+	14	225
.	.	1.1	.	+	.	.	.	.	+	5	32
.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
+	3.2	4.5	3.2	2.1	3.3	3.2	2.1	3.2	2.2	17	3455
+.2	+		+	3.2	2.2	+.2	2.2	+.2	3.3	16	1005
1.1	+	2.1	+	+	+	+	1.1	1.1	1.1	15	284
1.2	+	2.1	1.1	1.1	1.2	+.2	2.1	2.3	+.2	13	590
+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	13	7
K.	K.	K.	.	K.	K.	K.	1.1K.	K.	K.	12	34
.		+	+	+	+	+	.	1.1	2.2	12	138
+.2		+.2°	1.2	2.2	2.2	2.3	1.2	.	.	10	472
1.2	.	+	+	+.2	.	.	.	.	+	9	34
.	.	+	.	+	+	1.2	+	.	+	7	33
.	.	+.2	.	+	+.2		+	.	+	7	4
+	.	.	+	.	+		.	.	.	6	32
.	+	.	+	1.2	+.2	+.3	.	.	.	5	32
.		+	+	+	.	.	.	(+)	+	5	3
.	.	.	+	1.1	.	.	1.1	+.2	.	4	60
+.2	.	.	.	.	.	+	.	1.2	.	4	31
.	.	.	.	+	.	.	.	.	(+°)	3	2
.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	2	1
.	.	+°	.	.	.	.	+	.	.	2	1
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	0,5
.	.	.	(+)	.	.	.	.	.	.	1	0,5
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	0,5

Forma vital y exigencias edáficas		Subasociación						
	Número del inventario	1	2	3	4	5	6	7
	Substrato geológico	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca
	Altitud, m s. n. m.	2000	2100	1850	2080	2100	1750	2040
	Exposición	N.	N.	NE.	N.	N.	N.	N.
	Inclinación (grados)	10°	30°-35°	10°	35°	30°	20°	15°
	Altura de los árboles (m)	3-4	5-6		6-8	6	5	< 8
	Grado de cobertura del estrato arbóreo %	30	10	60	50	50	50-60	60
	Grado de cobertura estrato herbáceo %	80	95-100	80	100	95	95	100
	Area del inventario (m²)	50 (100)	100	100	100	50	100	100
	Acompañantes							
H; bs.	*Sesleria coerulea*	1.2	1.1	+	1.1	+	+	1.1
Ch; bs.	*Dryas octopetala*	1.2	1.2	+	+.2	1.2	+.3	1.2
H; bs.	*Biscutella laevigata*	+	+	+	+	+	.	+
H; bs.	*Bellidiastrum michelii*	+	+	.	+	+	.	1.1
H; bs.	*Carex ornith. v. alpina*	.	1.1	+	.	+	1.1	+
H; bs.	*Hieracium bifidum*	+	.	+	+	+	1.1	+
H; bs.	*Tofieldia calyculata*	1.1	.	.	+	.	+	.
H; bs.	*Bartsia alpina*	+	+	.	.	+	.	.
H; bs.	*Carex ferruginea*	.	+	.	.	1.1	.	.
H; bs.	*Soldanella alpina*	.	1.1	.	.	+	.	+
H; bs.	*Valeriana montana*	.	.	.	+	.	.	+
H; bs.	*Campanula cochleariifolia*	.	.	+	.	+	.	+
H; bs.	*Pinguicula alpina*	1.1	.	.	.	+	+	.
P; i.	*Larix decidua*	.	.	.	1.1	.	.	+
Ch; bs.	*Salix reticulata*	.	+.2	.	.	+.2	+.2	.
Ch; bs.	*Saxifraga aizoides*	+	.	.	.	+	.	.
NP; i.	*Salix appendiculata*	.	.	.	.	.	+.2	.
H; i.	*Polygonum viviparum*	.	+	.	.	+	.	+
Ch; i.	*Daphne striata*	+	.	.	.	(+)	.	+.2
NP; i.	*Salix hastata*	.	.	.	+	+	.	.
	Accidentales							
	Plantas vasculares	8	3	.	2	.	.	.
	Criptógamas							
Ch l; i.	*Cetraria islandica v. platina*	2.2	+	+	+	+	1.2	1.2
B Ch; rh.	*Rhytidiadelphus triquetrus*	+	+	+	1.3	3.4	+	1.2
	Hylocomium proliferum	.	+	3.4	2.4	1.2	3.3	+.2
B Ch; ac.	*Dicranum scoparium*	.	.	1.2	.	+	+.2	1.2
B Ch; rh.	*Pleurozium schreberi*	.	.	.	1.3	.	2.2	.
B Ch; bs.	*Tortella tortuosa*	.	+.2	.	+.2	+	.	.
Ch l; i.	*Cladonia pyxidata*	+	.	.	+	+	+.2	+
Ch l; ac.	*Cladonia rangiferina*	.	.	.	1.1	.	1.3	.
Ch l; ac.	*Cladonia silvatica*	.	.	.	.	.	1.3	.
Ch l; i.	*Cladonia furcata*	.	.	.	.	+	.	+
B Ch; i.	*Drepanocladus uncinatus*	.	.	.	.	.	.	+.3
Ch l; bs.	*Cladonia symphycarpia*	+	.	.	.	.	.	.
Ch l; ac.	*Cladonia alpestris*	.	.	.	+	.	+.2	.

(*Continuación.*)

hylocomietosum											
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Grado de presencia	Grado de cobertura
Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Si+Ca	Ca		
2100	2050	1890	2060	1850	2090	2070	1970	1900	1880		
NW.	N.NE.	N.	N.NW.	N.	NW.	N.	N.NE.	N.	N.		
35°	30°-35°	35°-40°	35°-40°	30°	35°	30°	35°	30°	35°		
6-8	8 (10)	8	8-10	6-12	8-12	6-8	10 (15)	8 (10)	8		
		60	50	40	50	40	25	50-60	40		
95	90	100	90	100	100	95	90	95	95		
50	100	100	100	50	50	50	100	100	100		
		(200)						(200)	(200)		
1.1	+	1.1°	+	+	+	1.1	+	+	1.1	17	240
+.2	+.2	+.1-2	.	.	+.2	+.2	.	.	+.3	13	123
+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	13	8
.	+	+	+	+	.	+	.	+	+	12	36
+	+	+	+	.	+	+	.	.	+	12	64
+	+	.	.	.	+	+	+	.	.	11	35
+.2	+	+	+	+	.	.	.	.	+		34
.	+	.	.	.	+	+	.	+	+	8	5
+.2	.	.	+	1.1	+	+	.	.	2.2	8	165
+	+	+°	.	.	.	+	.	.	+	8	33
+	+	(+)	.	+	.	.	+	(+)	.	8	5
+	.	+	.	+	.	.	.	.	+	7	4
.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	7	33
.	+	.	.	+	+	.	.	+	(+)K.	7	33
.	+	.	.	.	.	+	.	.	3.2	6	223
.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	4	2
.	.	+°	.	+	.	.	+	.	.	4	2
+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	5	2
.	.	(+)	.	.	.	.	.	.	.	4	2
.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	4	2
1	1	.	2	.	1	1	3	2	3		
+	1.1	2.1	2.2	1.2	1.1	1.1	1.1	(+)	1.1	17	548
3.3	3.3-4	2.3	2.3	2.3	1.2	3.3	3.3	3.4	1.2	17	1753
+.2	1.2-3	3.3	1.3	3.3	1.3	1.3	3.3	1.2	2.3	16	1487
+.2	1.2-3	+.2	1.2	+.2	1.2	2.3	+.2	.	1.2	13	283
+	1.2-3	+.2	2.3	+.2	1.2	2.2	1.2	1.2	+.2	12	458
+.2	+.2	+.2	+.2	+	+.2	.	+.2	.	+.2	11	6
+	+	.	+	+.2	+.2	.	.	.	+	11	6
.	+	1.2	+	+	+.2	.	+	.	.	8	91
.	.	+.2	+	+.2	1.2	1.2	+	.	+.2	8	91
.	.	+.2	+	+.2	.	+	1.2	+	.	8	33
+	+.2	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2
.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	3	2
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1

de las especies y se le añade una columna de porcentajes de constancia a la columna de frecuencias (véase NORDHAGEN, 1928; DU RIETZ, 1930).

Tal como indica ALBERTSON (1950, pág. 280), las superficies de menos de 1 m^2 son excesivamente pequeñas cuando se trata de comunidades ricas en especies, ya que no alcanzan el área mínima. Sin embargo, resulta muchas veces difícil encontrar suficientes superficies homogéneas de más de 1 m^2 y, por otra parte, las superficies mayores no permitirían el inventario de las comunidades de musgos y líquenes (véase también DU RIETZ, 1954).

Tablas de asociación. La tabla de asociación obtenida a partir de los inventarios de campo da pie al estudio del condicionamiento ecológico de los distintos inventarios homogéneos, ya que el encabezamiento debe contener por lo menos:

Tamaño de las áreas inventariadas (en el caso de que no todas tengan el mismo), altitud sobre el nivel del mar, orientación y grado de inclinación, roca madre y altura de los estratos de vegetación. A estos datos habrá que añadir según las necesidades y posibilidades información acerca de los factores del hábitat indicados en la página 23, lo mismo que otros datos ecológicos que puedan deducirse del inventario de campo.

Como ejemplo damos la tabla del bosque del *Pinus mugo* (*montana*) en los Alpes Grisones (Tabla 3).

Ordenación de las especies en la tabla. Las siguientes reglas son válidas para la ordenación de las especies. Si se trata de una asociación aún no descrita, deberán agruparse las especies en primer lugar según las clases más importantes de formas vitales o bien según su pertenencia a los distintos estratos. Deben eliminarse los inventarios demasiado pobres en especies.

Si no se ha realizado desde un principio la distinción de los estratos principales deberán indicarse las especies del estrato arbóreo o del arbustivo con lápiz graso o subrayándolas.

La ordenación de las especies dentro de los grupos anteriores se realizará según su grado de presencia y en el caso de igual grado de presencia de acuerdo con su cantidad. Caso de que este último también sea igual, se ordenarán según su situación sistemática o bien sencillamente según el alfabeto.

Si se conocen las especies características (véase pág. 92), lo mejor será realizar la ordenación desde un principio según la fidelidad decreciente. Se colocarán en cabeza las especies características de la asociación; les seguirán las de la alianza orden y clase.

Si la tabla contiene varias subunidades dentro de la misma asociación, deberán separarse las especies diferenciales de cada subunidad (véase pág. 88) y disponerse como un grupo especial, como un bloque de especies diferenciales.

Los valores medios de cantidad y cobertura de cada especie se podrán calcular en la tabla efectuando el promedio de todos los datos de cantidad global correspondientes.

Naturalmente, la ordenación de las especies en la tabla puede realizarse también sin atender a la sistemática de comunidades según el valor indicador de las especies (caso de que éste sea conocido) o bien según otro criterio cualquiera.

Según el procedimiento de ELLENBERG (1956), se ordenan las especies en grupos que permiten reconocer la influencia de determinados factores externos.

TABLA 4.

	Forma vital	Comportamiento frente a los factores del hábitat			
		Calor	Agua	pH	Nitrógeno
2. Grupo de *Conringia*					
Conringia orientalis	T	5	5	5	1—2
Caucalis latifolia	T	5	4—5	5	2?
Galeopsis angustifolia	T	3	5	5	2?
Ajuga chamaepytis	T	5	5	5	2
Bunias orientalis?	G	3	5?	5	1—2
13. Grupo de *Ranunculus repens*	H	1	1	0	0
Agrostis alba	Ch—H	1	1	0	3?
Potentilla anserina	H	1	1	4	4
Poa trivialis	H	0	1	0—3	4
Mentha arvensis	G—H	3	1	0—3	
Stachys palustris	G—H	2	1	4	4
Equisetum silvaticum?	G	1	1	0	2?

Las cifras se refieren a la influencia de la temperatura sobre las especies indiferentes a la misma (0), de 1 a 5 especies cuyo límite septentrional se halla situado cada vez más hacia el Sur; a la influencia del agua (de 1 a 5, permeabilidad creciente); especies indiferentes frente al *p*H (0), de 1 a 4+ soportan la acidez y 5 son basófilas.

Pueden distinguirse, por ejemplo, los grupos de especies exclusivas o preferentes de suelos calcáreos; las amantes de humedad, acidófilas o basófilas, etc.

Un ejemplo de esta forma de ordenación, según indicadores ecológicos, proviene del estudio de ELLENBERG acerca de las comunidades de malas hierbas.

De este modo pueden obtenerse de las tablas valores ecológicos de grupo que son un reflejo de los factores ecológicos más importantes. El conocimiento seguro de los requerimientos autoecológicos de las especies es una premisa para la validez de la ordenación.

De un modo semejante pueden diferenciarse también grupos corológicos, grupos de especies pertenecientes al mismo elemento, etc.

La preparación de las tablas de asociación requiere varias transcripciones; puede suponer varios años. Las tablas trabajadas con profundidad permiten una mejor visión de lo que es esencial en la comunidad, de su dependencia frente a factores externos, su dirección de evolución y sus relaciones de afinidad.

La primera columna vertical de la tabla contiene la forma vital y las demás columnas, según las necesidades, el tipo de distribución (el elemento geográfico), los requerimientos edáficos y climáticos de las especies, etc.

A cada inventario de una asociación (colonia homogénea) le corresponde una columna en la tabla de asociación.

Ordenación de los distintos inventarios en la tabla. Destacamos alguna de las numerosas posibilidades de ordenación.

1. Lo más sencillo es ordenar las poblaciones homogéneas (columnas) según el número total de especies decreciente. Esto supone naturalmente que los inventarios que no alcancen un determinado número de especies deberán descartarse desde un principio como fragmentarios.

2. Otros criterios posibles de ordenación de los inventarios de la tabla son: situación según altitudes crecientes o decrecientes, sustrato geológico, profundidad del suelo, contenido en humus de la rizosfera, *p*H, contenido en sales o carbonatos, etc. Según las circunstancias puede establecerse la ordenación de los inventarios según la situación geográfica, los tipos de área predominantes, los elementos fitogeográficos, o bien según el número de especies, cobertura de las especies o altura (producción de masa) de determinados estratos.

3. La ordenación de los inventarios según su concordancia florística no es tan sólo importante para la clasificación, sino que también lo es en todos los aspectos restantes de interés fitosociológico.

Para ello se ordenarán los inventarios según el número decreciente total de especies características, al principio sin distinguir las especies características de la asociación, supuesto que no resulten claramente de los trabajos anteriores. La separación en especies características de alianza, orden y clase sólo es posible cuando se disponga de distintas tablas de asociaciones afines.

Si es éste el caso, deberán ordenarse los inventarios en la segunda revisión según las afinidades florísticas, teniendo en consideración la fidelidad de las especies.

La presencia de especies diferenciales permite reconocer los inventarios semejantes y los que por ser muy diferentes corresponden a comunidades diferentes.

Si se desea manifestar más claramente particularidades dinámico genéticas habrá que situar a la izquierda de la tabla los estadios iniciales, por lo común corresponden a los inventarios más pobres en especies; los mejor desarrollados, los óptimos, se sitúan en el centro; los inventarios cercanos a los de la comunidad sucesora, a la derecha. Se recomienda este modo de ordenación sobre todo en las comunidades higrofíticas, halófilas, glareícolas y ruderales. Generalmente se manifiestan muy bien las fases iniciales, óptimas y finales de una comunidad.

Un buen material de inventarios da, si se ordena de este modo a base de la estructura característica de especies, una curva con un solo máximo, la cual corresponde al desarrollo de la comunidad (Fig. 200).

Si se trata de cuestiones ecológicas, corológicas o prácticas determinadas, deberán ordenarse los inventarios, de acuerdo con el punto de vista correspondiente, según los resultados cuantitativos de las investigaciones efectuadas en el lugar de vida de las plantas.

La elaboración posterior de las tablas deberá orientarse en primer lugar según el objetivo perseguido más importante. La tabla debe corresponder a sus objetivos, por lo que las líneas generales son simplemente orientativas.

H. Ellenberg (1956) da una introducción al método de preparación de tablas de vegetación tal como se emplea en el Instituto Federal de Cartografía Vegetal en Stolzenau.

Cuanto más extensa sea la zona investigada, cuanto más numerosos sean los inventarios distribuidos regularmente por toda el área de la comunidad y cuanto más homogénea sea la tabla, mejor base ofrecerá la comunidad para realizar investigaciones sinecológicas y singenéticas, así como para las investigaciones pratícolas y forestales de interés práctico.

Se recomienda estudiar primero las comunidades vegetales bien definidas y dejar para más tarde el análisis de las intermedias, de las mezclas y de las comunidades desarrolladas sólo de modo fragmentario. Por desgracia, en nuestros países de antigua cultura muchas comunidades están representadas actualmente casi exclusivamente por fragmentos.

Las sinopsis tabulares de las unidades superiores (alianzas, órdenes y clases) tienen utilidad en el estudio taxonómico. Permiten una visión de conjunto de los grandes tipos de vegetación definidos florísticamente (véase pág. 121).

Valoración de las tablas. Los caracteres principales de una comunidad pueden obtenerse directamente de las tablas o calcularse a partir de ellas.

Especies dominantes. Muchas veces las especies dominantes tienen poca importancia para la distinción y delimitación de las comunidades en nuestro sentido, debido a que muchas veces tienen una gran amplitud ecológica. Gran número de plantas diferentes pueden crecer junto a la misma especie dominante. Puede presentarse el caso de que dos poblaciones de la misma zona no tengan en común más que la especie dominante.

¿Cómo comportarse con las comunidades de criptógamas?

HILITZER (1925) considera a la dominancia como decisiva en la delimitación de las comunidades de criptógamas, ya que, según cree, la competencia conduce a la predominancia de una sola especie, que es la mejor adaptada al hábitat. OCHSNER (1928) y BARKMAN (1958) señalan en contra de este punto de vista que, dado que cada especie de epífito llega a dominar en una u otra comunidad, el número de las comunidades de epífitos basadas en la dominancia alcanzaría prácticamente el mismo número que el de especies.

En la página 106 trataremos el problema de la importancia de la dominancia en la ordenación de las comunidades. La dominancia no es apropiada como base para una clasificación general y satisfactoria de las comunidades, entre otras cosas también porque la dominancia de las especies actualmente está condicionada en muchos casos por la intervención humana y sometida, por tanto, a rápidos cambios.

Un ejemplo de ello lo ofrece la expansión progresiva natural, pero también favorecida por acciones forestales, de *Pinus halepensis* en el Languedoc.

Esta conífera, introducida no hace mucho, se extiende actualmente sobre suelos margosos impermeables de un modo muy rápido y forma un estrato arbóreo que cubre varias comunidades naturales. El profano verá en las poblaciones de *Pinus halepensis* una comunidad pluriestratificada que se diferencia estructuralmente de modo profundo respecto a comunidades de la zona, mientras que en realidad se trata de un intruso, que a pesar de su dominancia no es determinante de la composición en especies de la comunidad, aunque no deja de ser importante en el desarrollo de la vegetación.

Presencia. Junto a la dominancia, la tabla de la comunidad indica la constancia, esto es, la presencia más o menos constante de una especie en las poblaciones investigadas dentro de una determinada comunidad vegetal.

LORENZ (1858) utilizó ya este término. Sin embargo, no se afianzó en la Geobotánica hasta que CAJANDER (1904) introdujo la elaboración en tablas de los distintos inventarios para formar listas de asociación.

BROCKMANN-JEROSCH (1907) fue el primero que utilizó la presencia para el estudio comparativo de las comunidades vegetales. Denominaba especies «cons-

tantes» a aquellas que se presentaban por lo menos en la mitad de las poblaciones investigadas (de distintos tamaños), «especies accesorias» las que lo hacían por lo menos en un cuarto y «ocasionales» las que aparecían en menos de un cuarto de los inventarios. Existen, sin embargo, una serie de fallos que impiden que esta determinación de la presencia tenga éxito.

Determinación de la presencia. La determinación de la presencia indica en cuántas de las diferentes poblaciones investigadas aparece una determinada especie. Para esta determinación sólo deben considerarse los individuos de asociación con desarrollo normal. ILVESSALO (1922, pág. 34) ha mostrado que el grupo de las especies constantes varía considerablemente según la edad de un bosque; no deben, por tanto, mezclarse las fases iniciales de una asociación con las óptimas. Además, las poblaciones individuales investigadas deben estar distribuidas con la mayor regularidad posible sobre toda la zona estudiada y deben proceder del mismo piso de vegetación; las subasociaciones deben tratarse por separado.

Una determinación concluyente de la presencia requiere por lo menos diez inventarios; esta cifra no siempre puede alcanzarse en las asociaciones muy raras que están muy especializadas ecológicamente. Un pequeño número de poblaciones homogéneas bien desarrolladas son más apropiadas para estudiar el grado de presencia que un gran número de poblaciones florísticamente heterogéneas.

Grados de presencia. El grado de presencia de las especies de una comunidad se expresa con exactitud suficiente mediante una escala de seis valores.

Significan:

5 o VI=casi siempre presente (entre 80 y 100% de representantes de asociación [individuos de asociación]),
4 o V=presente la mayoría de las veces (entre 60 y 80% de los representantes),
3 o IV=presentes frecuentemente (entre 40 y 60% de los representantes),
2 o III=presentes con poca frecuencia (entre 20 y 40% de los representantes),
1 o II=raras (entre 2 y 20% de las representantes),
ss o I=presente de forma muy esporádica (en menos del 2% de los representantes).

La presencia puede expresarse también en forma de quebrado (15/18, 4/9). En el numerador figura el número de veces que aparece la especie y en el denominador el de las poblaciones representadas. Las especies de la clase de presencia superior, que aparecen por lo menos en 4/5 de las poblaciones aisladas, pueden considerarse como omnipresentes de la asociación.

Se obtienen datos más fidedignos cuando se expresa la presencia en porcentajes. ETTER (1949) ha señalado que el número de las especies accidentales aumenta constantemente a medida que lo hace el número de inventarios, mientras que el número de las especies constantes permanece igual. Por ello, las cifras de presencia de dos tablas basadas en diferente número de inventarios no coincidirán plenamente. Debido a esto, propone calcular la presencia refiriéndola a cien inventarios.

Constancia. En principio no existe ninguna diferencia entre constancia, frecuencia y presencia. Las investigaciones de presencia referidas a unas superficies, todas del mismo tamaño, reciben el nombre de determinaciones de constancia. La diferencia entre constancia y frecuencia reside en que la segunda se

refiere a una sola población y expresa, pues, la estructura interna de la población particular, mientras que la determinación de constancia es válida en la comparación de poblaciones distintas (individuos de asociación).

El método de la determinación de la constancia lo han desarrollado sobre todo los investigadores suecos, quienes dan gran importancia a las «constantes» para delimitar sociaciones.

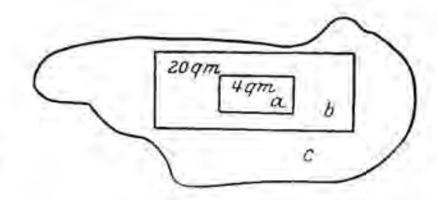


FIG. 44. Modo de determinación del grado de constancia y de presencia. (qm=m².)

Se sitúan una serie de cuadrados (por lo menos diez) de 1, 2 ó 4 m² sobre una sociación, de modo que se considere a ser posible la amplitud de variación de la sociación. Según DU RIETZ (1930, pág. 431) no tiene importancia el que los cuadrados se sitúen en una sola o en varias poblaciones de la sociación.

Las especies presentes en cada cuadrado se ordenan en forma de tabla en una lista conjunta. Cada inventario de un cuadrado corresponde a una columna de la tabla en la que se indica el grado de cobertura de las especies presentes. El grado de constancia se obtiene del número de veces que aparece una especie en los cuadrados investigados y se expresa en porcentaje. La determinación de la constancia en una población aislada coincide con la determinación de la frecuencia (constancia local); si se extiende a toda el área de la comunidad se hablará de constancia general.

La determinación de la constancia puede realizarse independientemente de la de la frecuencia. Si se combina con ésta última (constancia en el sentido de algunos autores escandinavos) será posible dar, según KYLIN (1926), por lo menos una idea aproximada de la homogeneidad de esta comunidad, ya que la determinación de la frecuencia coincide con un aspecto del problema de la homogeneidad y la determinación ligada de la constancia coincide con otro.

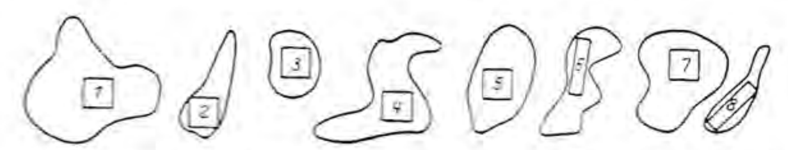


FIG. 45. Elección de áreas en ocho representantes (1 a 8) de la misma asociación para determinar el grado de constancia.

Según NORDHAGEN (1928), para reconocer las sociaciones se determina generalmente primero los porcentajes de frecuencia de las especies (la constancia dentro de una colonia particular) mediante la investigación florística de unos diez cuadrados de 1 a 4 m². De la reunión de distintos inventarios de representantes de la comunidad se obtiene el grado de constancia de las especies. Esto mismo puede calcularse también estudiando en cada población un cuadrado de 4 m², y a partir de la reunión en tablas de estos inventarios de 4 m² de todas las poblaciones particulares calculando el grado de constancia general (Fig. 45).

Lo mismo que las cifras de frecuencia, las de constancia dependen del tamaño de las superficies investigadas y aumentan con él.

Generalmente se designan como constantes aquellas especies que aparecen por lo menos en un 90% de las superficies investigadas. Naturalmente, su número desciende con la distancia de los cuadrados investigados, por lo que al trabajar sobre zonas extensas, como, por ejemplo, todo el norte de Finlandia, hay que conformarse con exigencias más modestas.

Es aconsejable que en la determinación de la constancia general quede representada cada población particular por un solo inventario de una superficie de un tamaño determinado, o si no que todas las poblaciones estén representadas por el mismo número de superficies del mismo tamaño.

Diagrama de constancia y de presencia. Las curvas y diagramas de constancia representan para la asociación lo mismo que las curvas y diagramas de frecuencia para la población concreta. Se distinguen, sin embargo, de la curva de frecuencias porque normalmente las dos clases inferiores presentan un máximo muy acentuado. Las clases de constancia superiores son pobres en especies, pero naturalmente se enriquecen aumentando el tamaño de las superficies inventariadas. Una asociación como el *Elynetum* (véase Br.-Bl. y Jenny, 1926), muy bien definida, pero rica en especies y poco homogénea, da el diagrama de constancias representado en la figura 46.

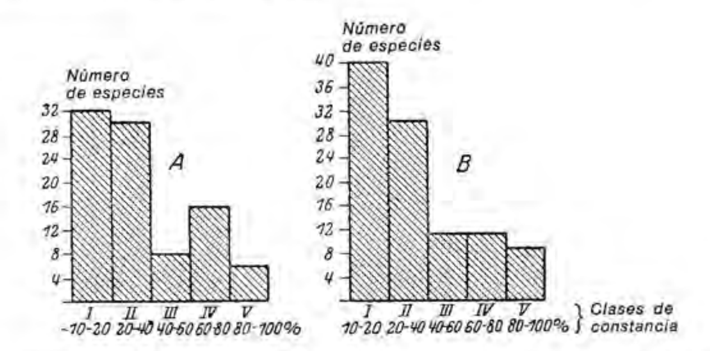


Fig. 46. Diagrama de constancia del *Elynetum*. *A*, diez inventarios de 4 m² correspondientes a diez representantes de la parte central y oriental de los Grisones; *B*, los mismos inventarios, a los que se añaden otros dos de 4 m² del Tirol meridional.

Las superficies utilizadas en el cálculo de la constancia se mantienen por debajo del área mínima de la asociación (véase pág. 80), ya que no se encuentran superficies mayores homogéneas en número suficiente.

El *Polytrichetum sexangularis* es una de las asociaciones más pobres en especies y aparentemente más homogéneas de los Alpes; su área mínima no supera 1 m². En la figura 47 se muestra con fines comparativos un «diagrama de presencia» de esta asociación obtenida a partir de 15 poblaciones homogéneas normalmente desarrolladas y delimitadas naturalmente de 2 a 10 m² de superficie. Comparada con la curva de constancia basada en superficies de 1 m² vemos que muestra un aumento de las especies accidentales de la clase I y también, por otra parte, un aumento en el número de especies de la clase superior.

Muchos de los llamados «diagramas de constancia» son, tal como indicó

KYLIN (1926), simples diagramas de frecuencia y sus determinaciones son las de frecuencia y no de constancia, porque se refieren a una sola población particular o a muy pocas de ellas de situación próxima.

De las investigaciones hasta ahora realizadas puede concluirse que a los diagramas de constancia no se les puede dar ningún valor para la delimitación de asociaciones o sociaciones. Sólo pueden considerarse como una expresión gráfica del grado de homogeneidad florística. Naturalmente, cuanto mayor sea

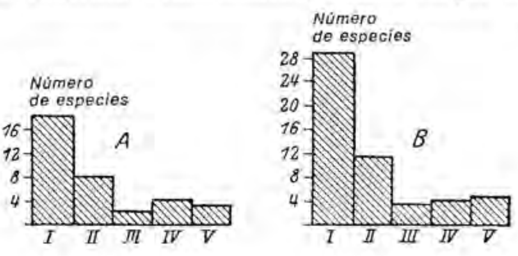


FIG. 47. Diagramas de constancia y de presencia del *Polytrichetum sexangularis* de los Alpes centrales. *A*, diagrama de constancia, basado en 10 áreas de 1 m² correspondientes a otros tantos representantes de la asociación; *B*, diagrama de presencia, basado en 15 representantes bien desarrollados de 2 a 10 m².

el número de especies en las clases superiores de constancia o presencia (IV a V), mayor será la concordancia florística de las poblaciones particulares, la homogeneidad «florística». La simple concordancia «fisionómica» externa viene determinada mucho más por unas pocas especies dominantes y no puede deducirse del diagrama de constancia. La figura 31 se refiere a una comunidad fisionómicamente muy homogénea y de una homogeneidad florística pequeña (véase también NORDHAGEN, 1928; KALLIOLA, 1939).

Coeficiente de comunidad. El coeficiente de comunidad se puede utilizar para valorar la semejanza de dos tablas de inventarios.

JACCARD (1901) entiende por coeficiente de comunidad a la relación expresada en por ciento de la concordancia en especies de dos territorios o poblaciones según la fórmula

$$\frac{c}{a+b+c}$$

en la que *a* indica el número de especies de la unidad *A* que faltan en *B*, *b* el número de especies que sólo se presentan en *B* y *c* el número de especies comunes a ambas.

SÖRENSEN (1948) compara los intentos realizados en este sentido utilizando las relaciones de afinidad de algunos órdenes, alianzas, asociaciones y sociaciones de Europa media, y después de un profundo examen propone una fórmula para la determinación de la concordancia en especies de dos comunidades.

El cociente de semejanza se expresa del siguiente modo:

QS (Quotient of Similarity) $= \frac{2c}{a+b}$, donde *a* representa el número de especies de una población (inventario), *b* el del otro inventario que se compara y *c* el número total de especies de los dos inventarios o poblaciones. No se consideran ni frecuencia, ni grado de cobertura de las especies, etc.

Los coeficientes de semejanza utilizados por POORE (1955) y FALINSKY (1962) son muy parecidos.

Su utilización es limitada, porque por este método sólo pueden compararse dos poblaciones entre sí. Además, SÖRENSEN llega a la conclusión de que con la

utilización práctica de su método las poblaciones pueden situarse sin dificultades en el sistema florístico corriente.

BARKMAN (1958) propone una fórmula de afinidad mejorada. Esta es:

$$A\ (=\text{afinidad}) = \frac{\Sigma\gamma}{\sqrt{\Sigma\alpha \cdot \Sigma\beta}}$$

en donde $\Sigma\gamma$ representa la suma de los grados de cobertura menores totales (*CT*) de las especies que se presentan en las dos asociaciones *A* y *B* que se comparan. $\Sigma\alpha$ es la suma de todos los valores de *CT* de las especies que sólo se presentan en *A* y también de las diferencias positivas $CT_A - CT_B$, esto es, de aquellas especies cuyo *CT* es en *A* superior a *B*. $\Sigma\beta$ corresponde al caso inverso. Cuando una especie *x* tiene un valor *CT* de 120 en *A* y de 200 en *B*, su α valdrá 0, su β 80 y su γ valdrá 120. En lugar de los valores *CT*, en el sentido de TÜXEN y ELLENBERG (1937), pueden tomarse también los valores de abundancia de grupo en el sentido de SCHWICKERATH (1931). En todas estas fórmulas se utiliza el número total de especies pero no el valor de las especies; no se considera ni presencia ni grado de cobertura (valor de cobertura).

Los cálculos son mucho más sencillos cuando se emplea sólo el grupo de especies de la «combinación de especies características» en vez de la lista total, de modo que se prescinde de las especies que no pertenecen a este grupo y no son decisivas en las relaciones de afinidad. RAABE (1952) ve en la combinación de especies florístico-característica el «objeto ideal» para las investigaciones estadístico-matemáticas, tal como las utilizó él mismo en sus estudios de afinidad en la zona costera de Schleswig-Holstein (véase pág. 99).

Sin embargo, sus argumentos también han sido criticados (véase BARKMAN, 1958, pág. 322). De todos modos, la combinación característica de especies también se emplea para la determinación de otro valor de afinidad de las poblaciones propuesto por GRÜNIG (1955), el llamado método de las discordancias. El autor calcula según este método la concordancia florística de algunas comunidades de turbera baja en Suiza. Por desgracia, dificultan el empleo de este método los excesivos cálculos que hay que realizar al aplicar el método.

ELLENBERG (1956) diferencia entre coeficiente de comunidad (C.C.) basado en la presencia, la masa, la frecuencia y la cantidad y expresa a los dos primeros según las siguientes fórmulas:

$$\text{C.C. de presencia} = \frac{Pc}{Pa + Pb + Pc} \times 100\ (\%)$$

donde *Pc* indica el número de especies comunes, *Pa* el de las que aparecen sólo en el primer inventario y *Pb* el de las que sólo existen en el segundo inventario.

$$\text{C.C. de masa} = \frac{Mc:2}{Ma + Mb + Ma:2} \times 100\ (\%)$$

Mc indica la suma de la porción de masa de todas las especies comunes, *Ma* la de las especies que sólo aparecen en el primer inventario y *Mb* la suma correspondiente al segundo.

Para obtener el coeficiente de comunidad basado en la cantidad de las especies (*C.cant.*) deben calcularse primero los porcentajes medios de cobertura (véa-

se pág. 50). Los coeficientes de comunidad permiten un control matemático para saber si la ordenación de los inventarios en una tabla corresponden o no a la gradación de sus semejanzas.

ELLENBERG no deja de destacar la problemática de la utilización de métodos matemáticos en la ciencia de la vegetación; indica que a menudo el tiempo que se requiere para el cálculo de las relaciones de semejanza no resulta compensado.

DAHL (1960) se ha ocupado recientemente con intensidad de los distintos métodos de determinación del índice de uniformidad («index of uniformity») y los compara unos con otros.

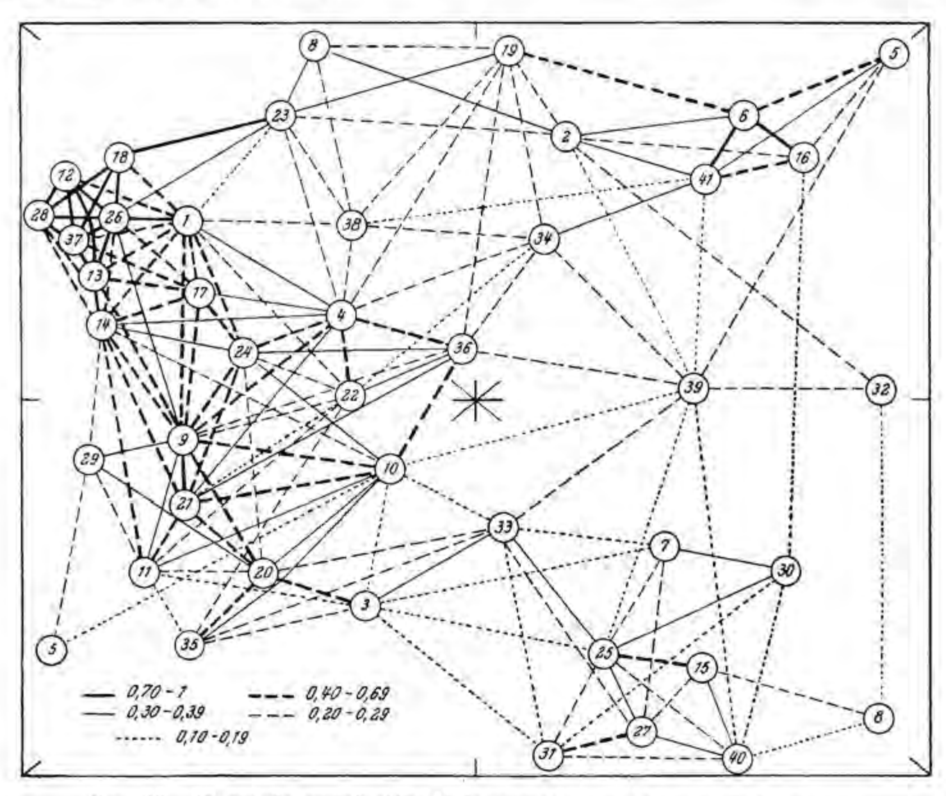


FIG. 48. Clases de correlación de las especies en los prados holandeses (según DE VRIES, 1923).

1 Agrostis canina
2 Achillea millefolium
3 Alopecurus geniculatus
4 Anthoxanthum odoratum
5 Alopecurus pratensis
6 Arrhenatherum elatius
7 Agrostis stolonifera
8 Agrostis tenuis
9 Caltha palustris
10 Cardamine pratensis
11 Carex disticha
12 Cirsium dissectum
13 Carex panicea
14 Carex stolonifera
15 Cynosurus cristatus
16 Dactylis glomerata
17 Filipendula ulmaria
18 Festuca ovina
19 Festuca rubra
20 Glyceria fluitans
21 Glyceria maxima
22 Holcus lanatus
23 Luzula campestris
24 Lychnis flos-cuculi
25 Lolium perenne
26 Molinia coerulea
27 Poa annua
28 Potentilla erecta
29 Phalaris arundinacea
30 Phleum pratense
31 Plantago major
32 Poa pratensis
33 Poa trivalis
34 Ranunculus acer
35 Ranunculus repens
36 Rumex acetosa
37 Sieglingia decumbens
38 Stellaria graminea
39 Taraxacum officinale
40 Trifolium pratense
41 Trisetum flavescens

Correlaciones entre las especies. El método empleado por DE VRIES (1953) y sus colaboradores para determinar el grado de conexión entre las especies en las comunidades de praderas de Holanda tiene puntos en común con los coeficientes de comunidad. Un matemático elaboró mil inventarios obtenidos objetivamente. Se obtuvieron así las relaciones de correlación expresadas en la figura 48.

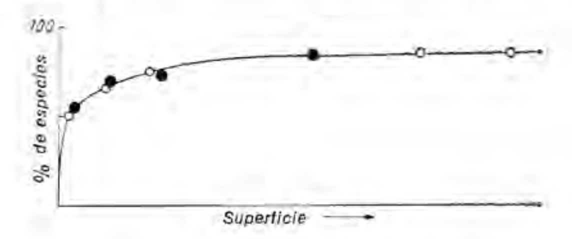


FIG. 49. Curva de especies y área, O valores calculados ● valores empíricos (según ROMELL)

Esta representación gráfica de la unión de las especies muestra que ciertas especies están muy unidas entre sí por una correlación fuerte y «que las agrupaciones de especies que así resultan se corresponden en general con las asociaciones de la escuela de Zürich-Montpellier». La forma de representación de DE VRIES destaca las relaciones socioecológicas de las especies comparadas, aunque sólo sea en un marco pequeño, esto es, siempre que las condiciones externas sean semejantes. Debe determinarse todavía hasta dónde alcanza su validez en el aspecto territorial.

Area mínima. Los fitosociólogos están de acuerdo en que una comunidad necesita un área no demasiado pequeña para su desarrollo normal y que este espacio mínimo debe corresponder a un número mínimo de especies. Area mínima y número mínimo de especies son dos condiciones que debe cumplir toda población representante de una comunidad. Nosotros aún añadimos una tercera condición para poder emplear una población vegetal para la determinación de presencia, esto es, para su calificación como representante de la comunidad; se trata de que posea la combinación característica de especies (véase pág. 117).

Area mínima y número mínimo de especies son distintos para cada asociación y deben determinarse empíricamente.

Curva de especies y área. Para el reconocimiento del área mínima puede utilizarse la curva de especies y área que ilustra la relación entre superficie y número de especies.

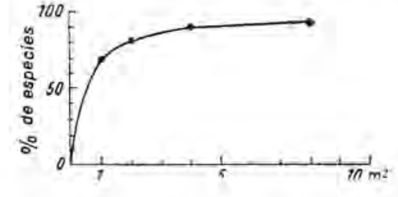


FIG. 50. Curva de especies y área del pastizal del *Craterostigmetum nano-lanceolati* en el Congo (según LEBRUN, 1947).

El número de especies de una comunidad determinada aumenta rápidamente a medida que lo hace la superficie, luego lo hace lentamente para aumentar cada vez más despacio hasta que apenas sufre aumentos.

LEBRUN (1947) ha empleado la curva que relaciona el tanto por ciento de

especies y el área, tal como la calculó teóricamente ROMELL (1920), basándose en el cálculo de probabilidades, para la determinación del área mínima de la asociación del pastizal del Congo del *Craterostigmetum.*

La curva de número de especies y área es la más utilizada. En ella se representa el número de especies en ordenadas y en abscisas la superficie. Al interpretar esta curva se puede obtener la relación del número de especies con respecto al tamaño de la superficie y también la riqueza en especies de una comunidad (Fig. 51).

La figura 51 muestra cómo de dos asociaciones afines de la alianza del *Caricion curvulae* hay una que tiene el doble de especies que la otra y que número promedio de especies corresponde a una superficie determinada en las dos asociaciones. Por tanto, la curva número de especies-superficie se convierte en un documento de importancia sociológica.

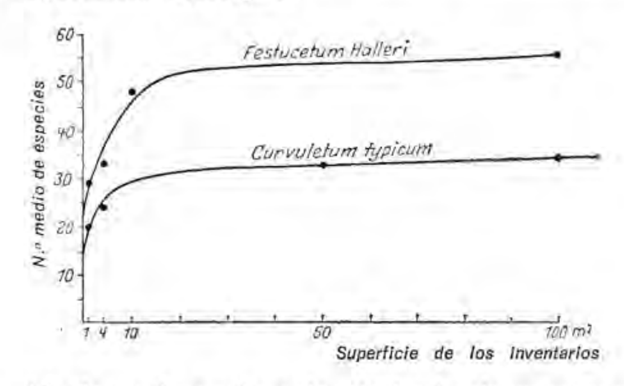


FIG. 51. Curvas del número de especies y área (estimadas de un modo aproximado). Relación entre el número de especies y el área en la alianza del *Caricion curvulae* (de BR-BL. y JENNY, 1926).

En el *Curvuletum* comienza el recorrido horizontal de la curva, estimado aproximadamente con una superficie de alrededor de 10 m² (unas treinta especies); en cambio, en el *Festucetum halleri* lo mismo corresponde a una superficie de 20 m² (unas cincuenta y dos especies). En otras palabras, el área mínima del *Curvuletum* se sitúa alrededor de 10 m² y la del *Festucetum halleri* entre 20 y 25 m².

KYLIN (1926) fue quien estudió teóricamente por primera vez las curvas encontradas de un modo empírico y desde entonces se ha discutido mucho acerca de la base matemática de las curvas de especies y área. CAIN (1938), VESTAL (1949) y MARGALEF (1951) se han ocupado intensamente de este problema y no han faltado las críticas (ASHBY, 1948). Hoy día domina el escepticismo; en efecto, los tres investigadores anteriores llegaron a los mismos resultados, que, según MARGALEF, serían válidos también para las comunidades planctónicas: la definición teórica del área mínima es la de que se trata de un punto escogido convencionalmente en la curva de especies y áreas.

CAIN (1938) propone la relación de abscisa a ordenada de 1:3. No sitúa el límite de la superficie mínima allí donde se inicia el recorrido horizontal de la curva, sino allí donde 1/10 de la longitud de las ordenadas corresponde a un aumento de especies de 1/10 del número total. (*Festucetum halleri,* longitud de las ordenadas, 100 m²; número total de especies, 56; 1/10=5,6.)

VESTAL (1948) resuelve el problema de un modo semejante. MARGALEF (1951) ha estudiado intensamente el problema desde el punto de vista matemático y propone una generalización de la fórmula.

Para ilustrarla expone un ejemplo ya utilizado por CAIN (l. c.) tomado de los Alpes Grisones, el *Elynetum*.

Superficie	Número de especies observadas	Número de especies calculadas
0,5	21	24
1	28	28
4	35	36
20	46	46
50	56	51

De la curva resulta que cada vez que se duplique la superficie habrá un incremento aproximado de cuatro especies.

La concordancia entre las cifras calculadas y los resultados empíricos es evidente.

En la práctica se determinará la superficie mínima a base de la curva de especies y área empírica y no de la calculada. Se realizará allí donde, estando presente la combinación media normal de especies, se alcance el número medio de especies de la asociación. Pueden resultar distintos valores para diferentes inventarios de una misma asociación, de modo que varíe el área mínima de la asociación. En una misma asociación de epífitos puede oscilar entre 10 y 30 dm^2 (en el *Phyllantho-Tortuletum*), pero también entre 100 y 400 dm^2 (en el *Anomodonto-Isothecietum*) (BARKMAN, 1958).

En las comunidades muy pobres en especies (manglar, asociación de *Scirpus maritimus* y *Scirpus littoralis*, véase Fig. 42), entre otras, la curva de especies y área toma rápidamente la dirección horizontal y se obtiene ya el número completo de especies en una superficie muy pequeña.

También en algunas comunidades muy ricas en especies, como sucede entre otros en el *Cicendietum filiformis* y el *Centunculo-Anthoceretum* (MOOR, 1936), también se puede alcanzar rápidamente el área mínima (unos 4 m^2). Por otra parte, comunidades pobres en especies, como el *Salicornietum fruticosae* y el *Salicornietum radicantis*, lo mismo que el *Curvuletum*, poseen un área mínima muy superior.

Las comunidades de la estepa, ricas en especies, tienen un área mínima relativamente grande. ALECHIN (1935) describe una asociación de este tipo de la estepa de gramíneas del sur de Rusia, cuya área mínima es de 100 m^2. Sobre una superficie de un metro cuadrado crecen hasta 77 especies y sobre una de 100 m^2 hasta 121 especies.

Si no se exigieran condiciones de homogeneidad muy severas en las superficies inventariadas, se alcanzarían áreas mínimas semejantes en las comunidades mediterráneas (*Onobrychi-Barbuletum, Brachypodietum ramosi*).

En el *Onobrychi-Barbuletum* de Montpellier se encuentran por término medio 65 especies en una superficie de 4 m^2.

Si el reconocimiento de los caracteres de una comunidad pudiese basarse en un cálculo puramente mecánico, habría que tomar para la realización de las tablas y determinación de la presencia o de la constancia tan sólo aquellas superficies que alcanzasen por lo menos el área mínima media y el número medio correspondiente de especies. El resto de las demás superficies menores y más pobres en especies se considerarían fragmentos de asociación.

Pero en algún caso puede presentarse la combinación de especies normal y característica de una asociación en superficies pequeñas (véase tabla 1, números 8 y 9), y puede darse también el caso contrario de que permanezca incompleta en una superficie que supere ampliamente el área mínima.

En todos los inventarios de asociaciones que vayan a utilizarse en tablas habrá que tener en cuenta que esté representada la combinación de especies normal y característica y que se cumpla aproximadamente la condición del área mínima.

Fidelidad a la comunidad. La delimitación de la unidad fitosociológica básica, la asociación, lo mismo que la de todas las unidades superiores, se basa más en el carácter cualitativo de la fidelidad que en los cuantitativos y en la dominancia. La tipificación y sistematización de las comunidades de seres vivos alcanza así posibilidad de empleo universal.

La distinción de las asociaciones, alianzas, etc., se basa en primer lugar en la fidelidad a la comunidad. Su consideración facilita la elección en el campo de las poblaciones que deben considerarse.

Se entiende por fidelidad a la comunidad a la limitación más o menos estrecha de determinadas especies a unas determinadas comunidades vegetales. Estas especies reciben el nombre de características. Lo mismo que existen plantas que están íntimamente ligadas a unos suelos determinados o un clima bien definido, se encuentran también otras que aparecen limitadas a determinadas comunidades vegetales: especies fieles a la comunidad. Son mucho más abundantes, sin embargo, aquellas plantas que prefieren acusadamente una o varias comunidades vegetales, pero que no están sociológicamente limitadas de modo estricto a ellas. Existen, por último, otras especies que se desarrollan bien en comunidades vegetales muy variadas y tienen en todas ellas un grado elevado de competitividad. De todos modos, no puede decirse de ninguna especie que aparezca en todas las comunidades de una región, ni siquiera en el caso de que se tomen éstas en sentido amplio. Más bien se encuentra una diferenciación natural, una selectividad de las plantas respecto a las comunidades vegetales. En ella intervienen decisivamente los caracteres específicos, la fuerza de competencia y de expansión (medios de diseminación) y también el pasado histórico (migraciones) de cada especie, lo que determina un campo de acción unas veces amplio y otras estrecho.

Causas de la fidelidad a la comunidad. La especialización sociológica más o menos estrecha de las especies características es un hecho paralelo a la fidelidad al ambiente ecológico, conocida desde mucho tiempo atrás, que puede tener varios orígenes.

1. Algunos paleoendemismos de regiones geológicamente antiguas están muy estrictamente localizadas en los aspectos sociológico y ecológico (muchas especies del terciario en asociaciones mediterráneas). Parece ser que la endogamia persistente de estas especies ha conducido a localizarlas en un hábitat cada vez más estrecho, lo que ha conducido a que algunas (¡sobre todo los tipos geográficamente aislados!) perdiesen la capacidad de variación y expansión.

Un buen ejemplo de megaendemismo paleógena es el caso de *Pellaea calomelanos*, un helecho esencialmente tropical, que en Europa se presenta exclusivamente como reliquia en el Prepirineo catalán. Desde el punto de vista regional *Pellaea* es una especie absolutamente fiel a una asociación de las grietas de las rocas silíceas (figura 52).

Alyssum pyrenaicum es una especie característica de la asociación que lleva su nombre y que actualmente solo crece en las grietas de las rocas de Font de Cóms en los Pirineos orientales; *Teucrium cravense* (MAIRE, MOLINIER y TALLON) se ha encontrado hasta ahora sólo en un lugar muy delimitado en el *Isoetion* de la Crau; *Benedictella benoistii* es un endemismo genérico que sólo aparece en los años favorables, esto es, relativamente lluviosos, en unas pocas dayas del Marruecos occidental. Existen otras muchas especies características de carácter relictual semejantes a las anteriores.



FIG. 52. *Pellaea calomelanos* como reliquia en las grietas de una roca silícea en la provincia de Gerona, Cataluña. (Foto MONTSERRAT y BR.-BL.)

Junto a estas especies características paleogénicas existen también otras, cuya fidelidad a la comunidad se debe a una adaptación especial unilateral a determinadas condiciones físico-químicas del hábitat (Fig. 53).

2. Algunas combinaciones de genes de círculos de formas polimorfos tienen una vitalidad mayor en determinadas comunidades y se multiplican en ellas de un modo más fácil y abundante que en los tipos próximos. Una combinación de genes se ve favorecida y las demás perjudicadas y, por último, eliminadas. De este modo se establece un hiato más o menos manifiesto y la combinación de genes que perdura puede llegar a convertirse en una pequeña especie a través

de endogamia. La separación por aislamiento geográfico y formación de pequeñas comunidades de reproducción favorece la constitución de pequeñas especies locales, especialmente si se produce al mismo tiempo una especialización ecológica (dunas de arena, suelos salinos, climas de montaña) (*Jasione lusitanica* en el *Anagallo-Helichrysetum* de las dunas de la costa portuguesa, *Chrysanthemum vulgare* var. *delarbrei* del *Festucetum spadiceae* de Auvergne). Esta diferenciación



FIG. 53. *Potentilla caulescens,* especie característica del *Potentilletum caulescentis de* fisuras de las rocas calizas. (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

encuentra grandes dificultades allí donde la especie esté constituida por una población rica en formas que permita un intercambio permanente de genes. A. KOZLOWSKA (1925), en sus estudios sobre la variabilidad de *Festuca ovina,* llegó a la conclusión de que las asociaciones constituyen un factor importante en la diferenciación de las pequeñas especies.

La apogamia facilita igualmente la diferenciación de formas más o menos especializadas en su sociología (especies características del *Festucetum halleri* del grupo de *Pilosellina,* del *Seslerio-Semperviretum* de los grupos de *Villosa* y *Vulgata* del género *Hieracium,* especies alpinas de *Alchemilla, Taraxacum*).

3. Algunas especies en condiciones óptimas (por ejemplo, Europa media o

septentrional) son poco electivas y se desarrollan en comunidades muy diferentes, pero se convierten en especies características exclusivas de determinadas asociaciones en otras zonas (Europa meridional), porque allí sólo pueden satisfacer sus necesidades vitales en determinadas comunidades.

En Irlanda, de clima atlántico extremo y nebuloso, los higrófitos del *Magnocaricion* e incluso del *Phragmition*, penetran en los pastizales mesófilos. Una serie de plantas de los bosques y matorrales medioeuropeos se desarrollan allí



FIG. 54. *Ledum palustre.* Reliquia glacial muy rara en las turberas del *Sphagnion* con pino albar en el Tatra. (Foto NABELEK.)

con no poca frecuencia en comunidades abiertas de pastizales secos y landa (*Hypericum pulchrum, Luzula silvatica,* muchos musgos, como *Scleropodium purum, Hylocomium loreum, hepáticas,* etc.), mientras que normalmente en Europa central, y sobre todo en la meridional, están íntimamente ligadas al bosque y al matorral.

También se da el caso contrario: xerófitos termófilos que en la Europa media, y más aún en la septentrional, están estrechamente limitados a los pastizales secos de la alianza del *Mesobromion,* ya en la parte meridional de la Europa media pueden encontrarse en otras comunidades que en ningún modo son de microclima o hábitat extremos.

4. La fidelidad a la comunidad puede deberse, por último, a la ausencia en grandes zonas de comunidades afines.

Los halófitos ubiquistas del litoral se convierten en especies características indicadoras de suelos salinos en las comunidades de halófitos aisladas en las zonas interiores. *Arnica montana, Antennaria dioeca ssp. borealis,* etc., son es-

pecies acidófilas características de la clase de los *Caricetea curvulae;* pero aparecen en algunas partes de su área de distribución, en las que los suelos ácidos son raros, como características de asociaciones acidófilas muy determinadas. Las especies características del orden de turberas altas, *Ledetalia,* se concentran en zonas de la Europa media pobres en tales turberas, en asociaciones de suelos pantanosos bien delimitadas (Fig. 54).

5. Las relaciones de competencia constituyen un factor muy importante en la constitución de las relaciones de fidelidad. Existen especies que podrían desarrollarse bien en ciertas comunidades si no fuera por la dura competencia que presentan otras especies mejor adaptadas; si se suprime la competencia o se trata de comunidades alteradas, podrán desarrollarse bien también en otras condiciones ambientales. Como consecuencia de la competencia se ven relegadas a unas comunidades muy determinadas. Nuestros experimentos con especies de umbelíferas son muy instructivos (véase pág. 555) y muestran que la fidelidad a la comunidad no coincide con la fidelidad al hábitat. La fidelidad a la comunidad de algunas especies de asociaciones culturales tiene su base también en las relaciones de competencia.

En la zona suboceánica prealpina el *Mesobromentum,* poco denso (los caméfitos y hemicriptófitos perennes a menudo no cubren más de cuatro quintos de la superficie del suelo), es el único pastizal natural, donde las plantas anuales (*Cerastium brachypetalum, Arenaria leptoclados, Vicia tetrasperma, Myosotis collina* y otras) encuentran un lugar de germinación. En las comunidades del *Nanocyperion* de Europa media, sobre todo en el *Eleocharetum,* las condiciones extremas, sobre todo la corta duración del tiempo de vegetación después del descenso del nivel del agua, permiten la coexistencia de un número muy limitado de especies (W. Koch, 1926).

La existencia de especies características, tan importante fitosociológicamente, tiene su base en la fidelidad. Estas especies constituyen el fundamento de las unidades básicas de la vegetación.

Especies características. Junto a las especies linneanas pueden considerarse también las razas, subspecies e incluso variedades difíciles de definir morfológicamente, que encuentran su óptimo de presencia en determinadas comunidades. Las especies de amplia difusión de géneros en vía de desarrollo incluyen muchas veces razas paralelas fijadas genéticamente, genotipos, que están ligadas a determinadas regiones y también frecuentemente a determinadas comunidades bien delimitadas (alianzas, asociaciones). Estas razas paralelas, generalmente subspecies, limitadas a determinadas zonas climáticas, no sólo se diferencian morfológicamente, sino también ecofisiológicamente, tal como han señalado Clausen, Keck y Hiesley (1948) en el complejo del *Achillea millefolium.*

Géneros como *Hieracium, Centaurea, Gentiana, Saxifraga, Thymus, Viola, Campanula, Euphorbia,* etc., son especialmente ricos en pequeñas especies vicarias, que en los aspectos ecológico y sociológico son especies características en comunidades de determinados territorios.

Aquellos especialistas ecológicos que dependen directamente de determinados organismos y grupos de organismos o de las condiciones de vida que ellos crean, pueden ser también especies características. Entre ellas se encuentran muchas especies micótrofas, saprófitas, epífitas, nitrófilas y algunas acidófilas y humícolas. Los parásitos son muchas veces fieles a su hospedador o al ambiente (pensemos en la localización estricta de muchos hongos, líquenes y algas), pero

es más raro que sean fieles a la comunidad. De todos modos, puede presentarse el caso de algunos hongos parásitos que están más unidos a determinadas comunidades vegetales que a su hospedador (GÄUMANN, comunicación verbal), también las razas de *Viscum album* muestran una marcada preferencia por determinadas asociaciones forestales, donde el hospedador es más fácil de atacar y menos resistente.

Especies diferenciales. Se denominan especies diferenciales los táxones, que sin poseer una limitación sociológica estrecha, esto es, sin ser especies características, se presentan tan sólo en una de dos o más comunidades afines, poniendo así de manifiesto determinadas diferencias bióticas, edáficas, microclimáticas, corológicas o genéticas.

Las especies diferenciales sirven para distinguir dos o más comunidades próximas desde el punto de vista florístico, especialmente las subasociaciones, que no tienen especies características propias (véase pág. 118).

Las especies diferenciales de asociaciones ayudan a conocer mejor las asociaciones (véase tabla 6, pág. 123).

Las asociaciones diferenciadas por especies características y diferenciales son de tamaño análogo y resultan comparables entre sí.

Acompañantes, accidentales. Las especies que no pueden calificarse como características o diferenciales, pero que se presentan con abundancia o frecuencia en una comunidad, se denominan acompañantes. Las que se presentan en muy pocos inventarios, entre un número elevado de ellos, se denominan accidentales. Puede tratarse de plantas raras o de especies que sólo excepcionalmente penetran en la comunidad; en este último caso es frecuente que ello resulte de intervención humana.

Para no cargar excesivamente la tabla de asociación, suelen reunirse a las plantas accidentales fuera de la tabla.

La delimitación de las accidentales depende del número de los inventarios. Si se dispone entre 15 y 20 inventarios, se tomarán generalmente como accidentales a aquellas especies que se presentan sólo en 2 ó 3 de los inventarios; caso de tratarse de 25 a 40 inventarios, serán tratadas como accidentales las que aparezcan en menos de 4. Un gran número de especies accidentales indicará una asociación desequilibrada e inestable porque está alterada o mal comprendida, o bien que el investigador es incompetente.

Grados de fidelidad. Se puede diferenciar una graduación de fidelidad atendiendo a la mayor o menor limitación de las especies a determinadas comunidades vegetales:

A. Especies características

Exclusivas (grado de fidelidad 5): limitadas exclusiva o casi exclusivamente a una comunidad determinada.

Electivas (grado de fidelidad 4): especies con una limitación clara; tienen un óptimo bien acusado en una comunidad, pero también se presentan en otras, aunque en éstas son poco abundantes y raras o presentan vitalidad disminuida.

Preferentes (grado de fidelidad 3): más o menos abundantes en varias comunidades, pero con preferencia por una determinada; especies cuyo óptimo se encuentra en una comunidad determinada.

B. Acompañantes

Indiferentes (2): especies sin una correlación positiva muy marcada respecto a una comunidad.

C. Accidentales

Extrañas (1): raras, procedentes de otras comunidades o reliquias de otras comunidades que habían ocupado el mismo lugar.

Determinación de la fidelidad. El primer requisito para determinar la fidelidad es el conocimiento de las comunidades vegetales de un territorio. A partir de los inventarios se ve que algunas agrupaciones se repiten constantemente bajo unas condicions externas determinadas. Algunas especies (las fieles) se limitan a unas agrupaciones determinadas y otras (las electivas o preferentes) manifiestan su pertenencia a determinadas agrupaciones por un desarrollo especialmente bueno, gran densidad de individuos, presencia constante, etc. Las agrupaciones de especies que coincidan florísticamente se reunirán en una tabla (véase tabla de comunidad, págs. 66 a 69).

En la determinación de la fidelidad sólo deben utilizarse observaciones sociológicas realmente significativas. La intervención ocasional humana (tala, incendio, desagüe, etc.) introduce cambios súbitos en la vegetación, que condicionan la aparición de estados de transición desequilibrados y facilitan la presencia de reliquias de asociaciones anteriores (reliquias de bosques y de pantanos) o de pioneros de la asociación sucesora. Por tanto, hay que considerar también el estado de desarrollo de la vegetación.

El valor diagnóstico de las especies características para la diferenciación de comunidades exige que se las ponga en evidencia del modo más objetivo posible.

Si en un principio se basaba en la apreciación de la distribución de especies en el campo, basada en la memoria, el número creciente de tablas de asociación utilizables (¡no todas son utilizables!) permitió pronto una definición más precisa de las especies características a través de comparaciones entre las tablas.

Fichas de fidelidad. Las fichas de fidelidad se han mostrado como el medio mejor para la determinación de la fidelidad.

Ahorran investigaciones complicadas, comparaciones y cálculos, ya que a partir de ellas puede obtenerse directamente la presencia de las especies y las relaciones de cantidad de las mismas en las distintas comunidades. Para facilitar las comparaciones se expresa la presencia en porcentajes; la cantidad media y, cuando sea necesario, la vitalidad media, la sociabilidad media, etc., se añadirán a los porcentajes como exponentes.

Cada especie o subspecie de la flora de un país o de una zona tiene su ficha. En ella se indicarán todas las comunidades donde se ha observado la especie, junto con su presencia y también su sociabilidad media y su vitalidad. Estas fichas permiten la determinación objetiva de la distribución sociológica de las especies, lo mismo que su grado de fidelidad. Una premisa indispensable es la existencia de suficientes tablas de asociaciones fidedignas. En las especies raras son también de interés las observaciones aisladas sobre la localización y sus exigencias ecológicas. La utilización de estas fichas será mejor cuando además de las observaciones sociológicas se disponga también de otras autoecológicas y dinámicas.

Ficha de fidelidad de *Astragalus monspessulanus* L.

(Complejo regional, sinecosistema: bajo Languedoc.) Forma vital: Ch. suffr.

Característica de la asociación: *Onobrychidetum supinae* (Aphyllanthion)	$36^{I-II}/41$	80
Orden *Rosmarinetalia:*		
— Alianza *Rosmarino-Ericion*		
Rosmarino-Lithospermetum cistetosum	$11^{1}/28$	40
Rosmarino-Lithospermetum ericetosum	$1^{+}/41$	2,5
Rosmarino-Lithospermetum staehelinetosum	$4^{+}/23$	17,5
Rosmarino-Lithospermetum linetosum salsol.	$3^{+}/13$	23
Rosmarino-Lithospermetum sideritetosum	$1^{+}/6$	17
Hedysaro-Astragaletum narbonensis	$9^{+}/13$	70
Lavandulo-Atractylidetum humilis	$3^{+}/15$	20
Convolvuletum lanuginosi	$1^{+}/10$	10
— Alianza *Deschampsion mediae*		
Deschampsietum mediae	$1^{+}/45$	2
Orden *Therobrachypodietalia:*		
— Alianza *Therobrachypodion*		
Convolvulo-Ononidetum pubescentis	$3^{+}/19$	16

Distr. medit.-submedit. Ecol.: calcícola, basófila; fructificación abundante.

La ficha de *Astragalus monspessulanus* indica una acentuada concentración de la especie en el *Onobrychidetum supinae* (especie característica), en la alianza del *Aphyllanthion* y el orden *Rosmarinetalia,* comunidades calcícolas, basófilas de caméfitos y hemicroptófitos pequeños de suelos margosos poco permeables que se secan intensamente en verano. Las localidades más septentrionales donde se presenta *Astragalus monspessulanus* mediterráneo y submediterráneo, se encuentra en algunos valles internos secos de los Alpes Grisones, donde se encuentra abundantemente en el *Ononi-Pinetum* xerofítico y en el *Xerobrometum,* sobre una rendzina permeable y básica (Br.-Bl., 1959).

A través de las fichas de fidelidad pueden verse, además de la especialización sociológica de las especies, sus relaciones de presencia, cantidad, sociabilidad y eventualmente de vitalidad.

Szafer y Pawlowski propusieron ya en 1927 un esquema para establecer el grado de fidelidad, que reproducimos a continuación con variaciones insignificantes.

En los primeros tiempos de la Fitosociología se tenía bastante con conocer la presencia de las especies para determinar la fidelidad, sin tener en cuenta ni las cantidades ni las condiciones de sociabilidad. Etter (1949) señaló que también había que considerar las cantidades en que se presentan las especies. Para poder atender en la práctica a esta exigencia introdujo dos conceptos sinecológicos: la cantidad media y la cantidad característica. Para ello se basaba en los datos de abundancia y dominancia de las tablas de asociación (combinados como cantidad global). La cantidad media es la suma de todas las cantidades de una especie, dividida por el número de los inventarios reunidos en la tabla.

TABLA 5. *Esquema para la determinación de la fidelidad de las especies de una asociación* (según SZAFER y PAWLOWSKI)

P=grado de presencia; C=cantidad media (estima global)

Comportamiento de la especie para vitalidad y sociabilidad aproximadamente constantes	
a) En la asociación en cuestión	*b)* En otras asociaciones
Exclusivas (5)	
P 4 a 5; C 3 a 5	P 1; C hasta 2 P 1 hasta 2; C hasta 1
P 4 a 5; C + hasta 2	P 1; C + (hasta 2)
P 1 a 3; C cualquiera	ausentes o presentes sólo en casos extraordinarios
Electivas (4)	
P 4 a 5; C 3 a 5	P 2 a 3; C + hasta 2 P 3 a 4; C + hasta 1 (como reliquia o pionero en la asociación)
P 4 a 5; C + hasta 2	P 2 a 3; C + hasta 1 (2)
P 3 a 4; C + hasta 2	P 1 a 2 (3); C + hasta 1 (2)
P 1 a 3; C + hasta 2	P significativamente pequeño; C generalmente pequeño
Preferentes (3)	
P cualquiera; C 3 a 5	P igual; C + hasta 2
P cualquiera; C cualquiera	P y C significativamente menores o P y C algo menores o C menor; vitalidad disminuida
Indiferentes (2)	
Presencia, relación de cantidad y vitalidad en dos o más comunidades semejantes.	
Extrañas (1)	
Se presenta en raras ocasiones y en escasa cantidad sólo en lugares desviantes o alterados, y por ello atípicos, o bien sólo en la zona marginal de la comunidad.	

Según ETTER, la cantidad característica es la media de la suma de las cifras de abundancia-dominancia de una especie referida al número de inventarios en donde aparece la especie y calculado en tanto por ciento.

BECKING (1961) da un paso más al intentar completar la determinación tradicional de la fidelidad (SZAFER, KULCZINSKY, PAWLOWSKI, 1924; BR.-BL., 1951) con la consideración de la cantidad, sociabilidad y vitalidad. De un modo semejante a ETTER establece unos índices de fidelidad según la presencia, de fidelidad según la sociabilidad y fidelidad según la vitalidad. Su fidelidad según la presencia (*faithful presence*) es la relación (expresada en tanto por ciento) de la presencia de una especie en los representantes (*plots*) de una unidad de comunidad dada y su presencia en todos los inventarios disponibles. La fidelidad según la vitalidad es la relación en tanto por ciento de la suma de los grados de

vitalidad en una comunidad dada con respecto a la suma de las poblaciones particulares estudiadas (inventarios); de modo semejante se calcula la fidelidad según la sociabilidad.

BECKING añade a su exposición una representación gráfica que da los posibles grados de fidelidad de una especie en relación con su área de distribución y con el área de la comunidad (Fig. 55).

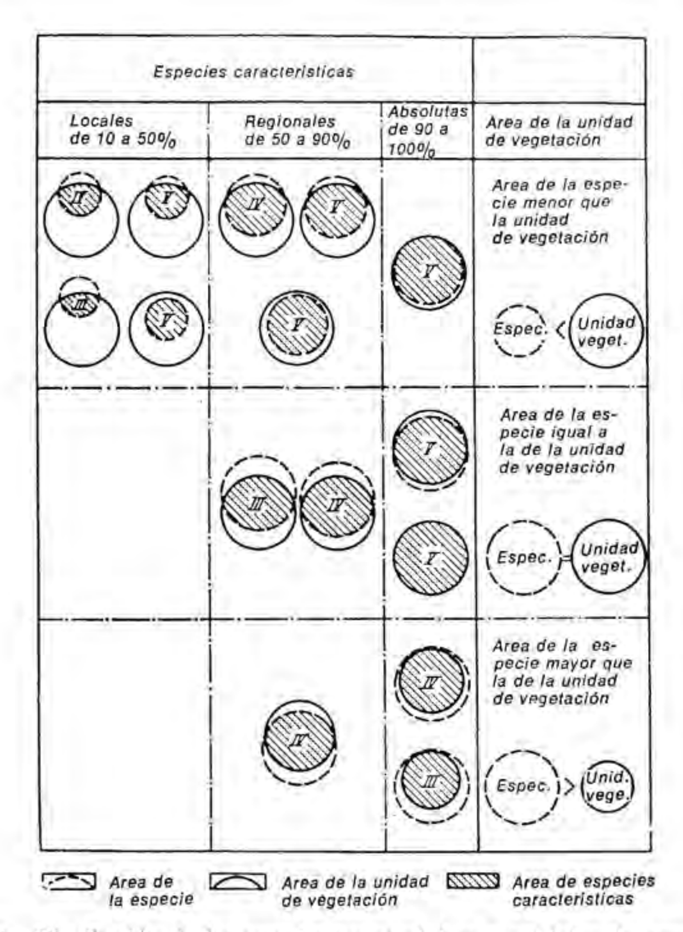


FIG. 55. Distribución de las especies características y unidades de vegetación (según BECKING, 1961). Grados de fidelidad de *I* a *V*.

Especies características como indicadores de las asociaciones. Los datos acerca de las especies características de la flora de un territorio permiten predecir con cierta probabilidad qué comunidades vegetales se encontrarán en él; unos datos florísticos, aún poco completos, podrán indicarnos la posibilidad de la existencia de una asociación determinada.

Las citas de las localidades donde aparecen las especies características fueron unos guías muy seguros en nuestros estudios acerca de las raras asociaciones del *Phleeto-Sedetum anopetali*, del *Armerietum junceae* y del *Isoetetum duriaei*,

así como en la delimitación del área del *Xerobrometum* en Alemania meridional y Suiza septentrional (BR.-BL., 1925, pág. 138). Si se quiere estudiar un *Piceetum subalpinum* bien desarrollado en los valles de los Alpes, será conveniente dejarse guiar por citas, que se encuentran en las floras locales, de *Listera cordata, Pyrola uniflora* y *Lycopodium annotinum,* que son especies características de la asociación; los lugares donde se encuentran estas especies se desprenden de la flora del país.

La consideración de las relaciones de fidelidad conduce algunas veces a descubrimientos sorprendentes, el de *Sibbaldia procumbens* en el Tatra (PAWLOWSKI), de *Polygonatum officinale* en Eichenkratt, en la península de Gelting (W. CHRISTIANSEN), y de *Pinguicula lusitanica* en la Crau del sur de Francia (MOLINIER y TALLON).

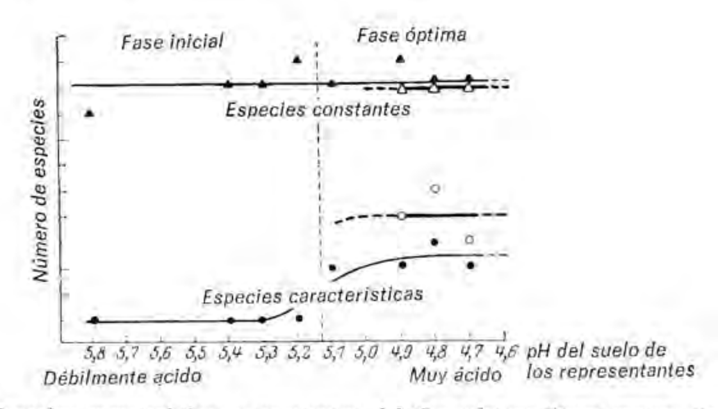


FIG. 56. Especies características y constantes del *Curvuletum* (línea gruesa, tipo de la asociación; línea fina, variante de *Campanula scheuchzerii* y *Alchemilla glaberrima*). Cada círculo y cada triángulo corresponden a un representante (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

Importancia ecológica de las especies características. La mayor o menor amplitud socioecológica de las especies características les otorga el valor de indicadores ecológicos (en menor grado, también a las especies diferenciales).

Son también en su conjunto los mejores indicadores del equilibrio ecológico de la comunidad, ya que reaccionan frente a los factores ecológicos de un modo más sensible que las comunidades y que las especies indiferentes. La distribución de las especies características y de las especies de las clases superiores de presencia del *Caricetum curvulae* y del *Elynetum* brinda un ejemplo de la dependencia frente a un factor dominante del hábitat (*p*H) (Figs. 56 y 57).

El mayor acúmulo de las especies características del *Curvuletum* se presenta en los suelos de *p*H comprendido entre 5,1 y 4,6. Esta zona óptima de la asociación coincide con el *p*H óptimo de la especie dominante, *Carex curvula,* calculado a partir de 150 muestras (la única especie característica que ya figura en la curva anterior a un *p*H entre 5,8 y 5,2 es la preferente *Carex curvula*). Tal como se ve, el número de las especies constantes no se ve influido en absoluto por la variación del grado de acidez; su curva resulta ser una recta y su valor indicador es pequeño.

El *Elynetum* (véase pág. 375) presenta unas curvas semejantes, con acumulación de las especies características en la zona óptima.

Generalmente las intromisiones artificiales en la economía de la comunidad expulsan rápidamente a las especies características. Si se abona el prado del *Xerobrometum* desaparecerán al cabo de poco tiempo las orquídeas, *Koeleria gracilis, Pulsatilla vulgaris, Potentilla arenaria, Trifolium scabrum* y otras especies características, mientras que las gramíneas dominantes, *Bromus erectus, Festuca ovina* y muchas especies constantes persistirán largo tiempo si el abonado es moderado.

ELLENBERG (1950) y JES TÜXEN (1958) dan ejemplos de la influencia del laboreo y abonado de los suelos sobre las comunidades de malas hierbas.

Las especies características de las comunidades de turbera baja reaccionan drásticamente frente a un descenso artificial del nivel de la capa freática y las de algunas comunidades forestales frente a la luz o frente a la tala.

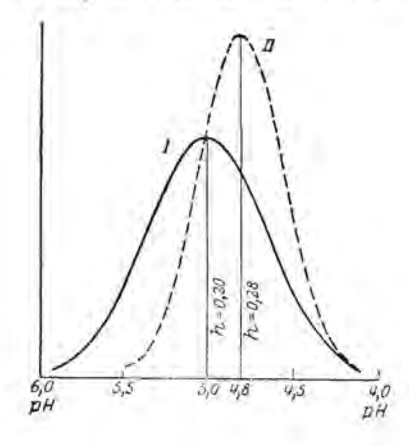


FIG. 57. Curva de la variación del *p*H de la especie *Carex curvula* (*I*) y del *Curvuletum* (asociación) (*II*) (calculado para 100 individuos o bien para los representantes). Ordenadas: abundancia; abscisas: *p*H (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

R. TÜXEN (1954a) ha comprobado por primera vez que determinadas comunidades estrictamente delimitadas y que se diferencian por especies indicadoras muy concretas, corresponden a niveles precisos de la capa freática.

Las alturas máxima y mínima de la capa freática se hallan comprendidas dentro de límites muy estrechos en algunas comunidades vegetales. La intervención en las condiciones de la capa freática se refleja en variaciones en la comunidad.

El criterio de la fidelidad a la comunidad encuentra también utilización consciente o inconsciente en la aplicación práctica, entre otros casos, en la doctrina finlandesa de la valoración de los bosques. Y. ILVESSALO (1922) habla precisamente de especies fieles a un tipo de bosque. En la obra *Plant Indicators* (1921) de CLEMENTS se encuentran también algunos puntos comunes.

Si se vuelven a encontrar juntas varias especies características de una asociación en una zona muy alejada, se podrá concluir que las comunidades correspondientes son afines ecológicamente.

El bosque musgoso de *Picea sitchensis* de Alaska, con *Hylocomium loreum, Aspidium spinulosum, Listera cordata* y *Pyrola uniflora,* tal como lo describe COOPER (1923), presenta unas condiciones vitales y ambientales semejantes a las del bosque climácico de picea de los Alpes o de los Cárpatos, donde vuelven a encontrarse las especies características antes citadas, en el *Piceetum subalpinum* y en el *Piceetum oricarpaticum* (PAWLOWSKI y WALAS, 1949) (véase también pág. 123).

Indicadores singenéticos. La limitada amplitud ecológica de las especies características y la especialización en comunidades que ésta supone, permite también la utilización del grupo de especies características para juzgar el grado de desarrollo de las comunidades vegetales. Las investigaciones en los Alpes suizos orientales (BR.-BL. y JENNY, 1926) han demostrado que el máximo de especies características coincide con el desarrollo óptimo de una asociación (véase también la Fig. 58).

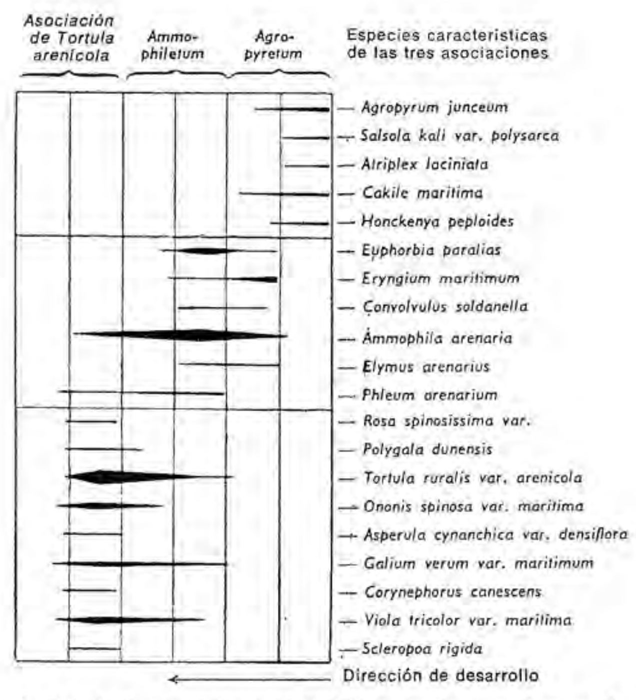


FIG. 58. Acumulación de las especies características en la zona óptima de tres asociaciones genéticamente relacionadas en el litoral flamenco (según HOCQUETTE, 1927).

Las especies características del *Fagetum* se van incorporando paulatinamente en la repoblación natural de los terrenos del Estado en los altos Cevennes; esta incorporación se realiza en el grado en que la asociación se acerca a su estado original. Solamente en alguna parte del monte alto no alterado se encuentran presentes en su totalidad y a veces en abundancia.

Los trabajos de LINKOLA en Finlandia permiten afirmar que *Lycopodium complanatum, Pyrola chlorantha, Lycopodium annotinum, Listera cordata, Pyrola uniflora, Linnaea borealis* y otras especies se presentan casi únicamente en las poblaciones forestales adultas, de 35, 50 y hasta 100 años; las dos primeras especies citadas con una marcada preferencia por los pinares de *Pinus silvestris* y el resto por los bosques de abeto rojo.

Si se introduce una especie leñosa fuera de su área de distribución natural no se implantará el grupo de especies características aunque se deje evolucionar libremente durante cientos de años; un caso distinto sería el de que fuesen in-

troducidas junto a la especie leñosa (véase pág. 503). Su presencia puede constituir un criterio para diferenciar las poblaciones de abeto rojo naturales de las cultivadas.

Fidelidad a la comunidad limitada por el macroclima. Lo mismo que la vitalidad, la fuerza de competencia y la capacidad de variación de las plantas, la unión a la comunidad puede variar también con el clima. Una misma especie puede por ello presentarse en distintos hábitats y ser una especie característica de diferentes comunidades al variar el macroclima. Muchos colonizadores que requieren luz y calor, considerados como xerófitos de los suelos secos superficiales, modifican sus requerimientos en cuanto al relieve y al suelo al penetrar desde el océano hacia el Este o desde la Europa boreal y central a la parte meridional del continente; pasan de laderas cálidas y secas a suelos llanos, profundos, e incluso húmedos, o a laderas de umbría, de modo que deben considerarse como mesófitos.

Bromus erectus, Andropogon ischaemum, Koeleria gracilis, Chrysopogon gryllus, Carex humilis, Peucedanum cervaria, Salvia pratensis, Globularia elongata entre otros, se consideran como xerófitos en Europa media. En la región mediterránea prefieren sombra, orientación hacia el Norte o humedad. Del mismo modo se comportan *Quercus pubescens* y *Buxus sempervirens* considerados en la Europa media como xerófitos de laderas secas y calcáreas. *Quercus pubescens* prefiere incluso suelos silíceos en el bajo Languedoc (Br.-Bl., 1959, pág. 152). Por otra parte, varias especies perennifolias características del orden *Quercetalia ilicis* mediterráneo aparecen como acompañantes en el orden caducifolio *Quercetalia robori-petraeae* en la zona cantábrica húmeda y cálida.

Según Dansereau (1956), *Tsuga canadensis* crece en las solanas en la zona septentrional de los Apalaches, mientras que más al sur el árbol pasa a las laderas norte. Krajina (1963) resalta la presencia de *Blechnum spicant* como higrófito en la zona del abeto de Douglas del Canadá occidental, mientras que es un mesófito en la zona litoral de *Tsuga*. Podría citarse un gran número de ejemplos semejantes de sustitución de factores.

Todo esto no deja ninguna duda acerca de la limitación territorial de la fidelidad. La validez de las especies características para utilizarlas en el diagnóstico de las asociaciones suele coincidir con una zona de vegetación extensa y de macroclima homogéneo, que nosotros hemos definido como sinecosistema (véase pág. 5).

Pueden considerarse como zonas de vegetación de este tipo islas no demasiado extensas con pocas variaciones en el relieve, como, por ejemplo, Öland y Gotland, lo mismo que los valles profundos de los Alpes o las cinturas de vegetación paralelas a los niveles de altitud en las montañas (véase pág. 689). En algunos casos puede coincidir el sinecosistema con un complejo climácico estrictamente definido.

En las llanuras de relieves poco acentuados, el sinecosistema coincide con los complejos de la comunidad que forman un tapiz vegetal homogéneo, y pueden considerarse como grandes unidades biocenóticas y paisajísticas. Para delimitar estas complejas unidades sociológicas de vegetación pueden utilizarse las asociaciones específicas con los grupos de especies características de las comunidades propias del país. Dentro de cada sinecosistema fitosociológico caracterizado por su vegetación y generalmente acabado de definir por el paisaje, las comunidades permanecen constantes con su dotación de especies características semejante, o bien varían de modo inapreciable.

Las asociaciones de gran amplitud climática y de gran área de distribución, como algunas asociaciones acuáticas y palustres y también muchas comunidades de criptógamas, no pueden tenerse tan en cuenta en la delimitación de los complejos de comunidades, ya que se extienden a lo largo de varios, o a veces muchos, sinecosistemas, sin variación florística importante.

El complejo fitosociológico de comunidades coincide con paisajes biogeográfica, geomorfológica y climáticamente homogéneos; refleja también un pasado histórico semejante. En la descripción del sinecosistema participan la Biosociología, la Ecología y la Biogeografía.

D) Sistemática de las comunidades (Sintaxonomía florística)

Al principio y al final de todo trabajo científico se encuentra la ordenación, la distribución de los distintos objetos y su reunión en unidades superiores (ROTHMALER, 1950, pág. 3).

El objeto de cualquier clasificación es el de ordenar lógicamente los objetos a clasificar según sus semejanzas, denominarlos de un modo comprensible y fácil de reconocer e incluirlos en un sistema que se mantenga abierto a las relaciones con el mayor número posible de los demás campos de la ciencia.

En el tratamiento taxonómico de las comunidades se han tomado hasta ahora muchas precauciones, ya que un sistema científicamente satisfactorio debe tener como premisa el conocimiento de los objetos que debe ordenar o por lo menos de una gran parte de los mismos.

Desde la aparición de la segunda edición de este tratado se han ampliado en tal manera los conocimientos acerca de las comunidades vegetales, que hoy día puede ya realizarse sin reparo por lo menos una visión y ordenación crítica de las mismas para Europa.

La cuestión acerca de si una ordenación de este tipo es natural o no, resulta necesaria. En el sentido de KANT, un sistema es un todo ordenado según unos principios. «Nosotros no podemos decidir si la naturaleza forma un sistema o no. Esta decisión tampoco tiene importancia para la ciencia.» (KANT, citado en BLOCH.)

Expresado de otro modo: el valor de una clasificación se deduce de los resultados obtenidos.

Es un hecho que nuestra sistemática no puede abarcar un mayor número de dimensiones, ya que debe realizarse en un tiempo razonable.

Los intentos para conseguir una ordenación de las unidades de vegetación según el mayor número de dimensiones no han llegado a ningún resultado. Por este camino no se puede alcanzar la claridad y simplicidad necesarias, debido a la elevada complejidad del objeto de estudio, influida por los más diversos factores, que sólo pueden observarse y medirse parcialmente.

Esta complejidad de los factores se opone también a la consideración cuantitativa exacta de los caracteres de vegetación y a su valoración para la sistemática de las comunidades vegetales con una base biomatemática, ya que sólo una parte de ellos se podrán expresar numéricamente.

En el último decenio se han realizado repetidos intentos en este sentido.

Sistemática de la vegetación y biomatemática. En todos estos intentos de sistematización hay que dejarle un campo muy amplio al empirismo, porque la Biomatemática es únicamente válida cuando sus análisis coinciden con la reali-

dad, esto es, con las observaciones empíricas realizadas hasta el momento (LUDWIG, MARGALEF, 1956).

En primer lugar será mejor basarse en los caracteres cualitativos y cuantitativos obtenidos por estimación y tal como aparecen en las tablas de asociación bien trabajadas, en vez de hacerlo en una problemática solución biomatemática de las afinidades de la comunidad. Hay que conceder a las relaciones de fidelidad un papel correspondiente a su significado ecológico.

Ya desde un principio hay dos puntos de vista opuestos: el tradicional, basado en la tipificación de los representantes de vegetación, homogéneos, que considera a la comunidad vegetal como una unidad resultante de la correlación entre



FIG. 59. *Populetum albae* natural, muy bien delimitado en la región de dunas entre Carnon y Grau-du-Roi.

las especies y grupos de especies; por otra parte, el sostenido por GOODALL (1954 a 1961), que considera a la cubierta vegetal como un continuo difícil de comprender a través de una clasificación.

Las investigaciones metódicas de GOODALL son de gran valor y se refieren a vegetaciones pobres en especies, de un solo estrato y bajo condiciones extremas. Permiten reconocer ya las dificultades que se oponen a las investigaciones estadísticas de correlación para la diferenciación de comunidades y conducen a la hipótesis de una progresión continua de la variación. Pero esta interpretacin tiene a lo sumo validez bajo condiciones particulares y en países determinados, aunque en ellas podrían diferenciarse también sin lugar a dudas sociaciones y aun tipos de asociación basados en relaciones de fidelidad.

Frente a la interpretación de la cubierta vegetal como un todo continuo se encuentra el hecho indiscutible de que en los países con muchas variaciones ecológicas no son raros los límites muy marcados en la vegetación, por lo que puede presentarse el caso de que dos representantes de vegetación contiguos no tengan ni una sola especie en común (Fig. 59). DAUBENMIRE (1960) tiene razón

cuando escribe: «We are faced with a choice of either a continuum or a classification; the two viewpionts are strictly incompatible. Without classification there can be no science of vegetation» *.

Nosotros añadimos, basándonos en la experiencia que poseemos hasta el momento, que es siempre posible el establecimiento de unidades de vegetación según el método de la tipificación, de modo que toda la cubierta vegetal de la Tierra puede dividirse en unidades fitosociológicas de orden superior e inferior (en base a las relaciones de fidelidad). De ningún modo podría decirse lo mismo del método del continuo; en la mayoría de los casos no es posible obtener con él resultados susceptibles de generalización.

Ya muy pronto se introdujeron manipulaciones matemáticas para la delimitación de las unidades de vegetación y su agrupación según grados de afinidad florística.

KULCZINSKY (1928) intentó ya expresar numéricamente las relaciones de afinidad entre los distintos inventarios y entre las diferentes asociaciones vegetales. Como base de sus cálculos tomaba las clases de presencia de las especies de I a V y utilizaba la lista total de especies de la tabla de asociación.

La fórmula de KULCZINSKY es:

$$A \text{ (índice de afinidad)} = \frac{100}{2}\left(\frac{\Sigma s_1+\Sigma s_2-\Sigma\sigma}{2\Sigma s_1}+\frac{\Sigma s_1+\Sigma s_2-\Sigma\sigma}{2\Sigma s_2}\right)\%$$

en la que Σs_1 representa la suma de todos los valores de presencia de una comunidad, Σs_2 la suma de todos los valores de presencia de la otra comunidad y $\Sigma\sigma$ la suma de todas las diferencias en los valores de presencia de todas las especies (Fig. 60).

RAABE (1952) critica esta fórmula y destaca que el número de especies de una tabla de asociación no es un valor fijo, ya que aumenta a medida que aumenta el número de los inventarios. Por ello utiliza la combinación característica de especies de la comunidad en sus investigaciones estadístico-matemáticas sobre las comunidades de halófitos y malas hierbas de Schleswig-Holstein. Aprecia así una tendencia a que los valores de afinidad entre el *Artemisietum maritimae* y las comunidades colindantes crezcan de Oeste a Este y una afinidad semejante entre el *Puccinellietum* y el *Juncetum gerardi*.

El autor confía en que las partes del sistema sociológico estudiadas por él a través del valor de grupo podrán aportar algún esclarecimiento, a no ser que este esclarecimiento resulte imposible a consecuencia de premisas previamente establecidas.

PIGNATTI (1962) utiliza el método de RAABE y emplea el valor de grupo de ELLENBERG (1956) con alguna modificación. Pero el ejemplo que da de cálculo de los coeficientes de comunidad de la combinación de especies características presenta unas diferencias muy considerables (máximo del 90,9% y mínimo del 21,7%), de modo que aquí también surge la pregunta de si este cálculo compensa el empleo de tiempo que requiere.

GUINOCHET (1954, 1956), que se mantiene también en el terreno de la escuela de Zürich-Montpellier, se ocupa de las bases estadísticas de la Fitosociología. Sus argumentos se basan en el cálculo de probabilidades (K. PEARSON).

* «Se nos plantea la elección entre continuo o clasificación; los dos puntos de vista son estrictamente incompatibles. Sin clasificación no puede haber ciencia de la vegetación» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

Como él indica, se requiere que los inventarios de superficies homogéneas se escojan al azar y que se agrupen inventarios homogéneos, en los que las especies estarán representadas únicamente por su grado de presencia; las relaciones de abundancia, sociabilidad, etc., deben dejarse a un lado. Esto es igualmente válido cuando el grado de fidelidad de las especies se calcula a través del cálculo de probabilidades (GUINOCHET, 1956, pág. 65).

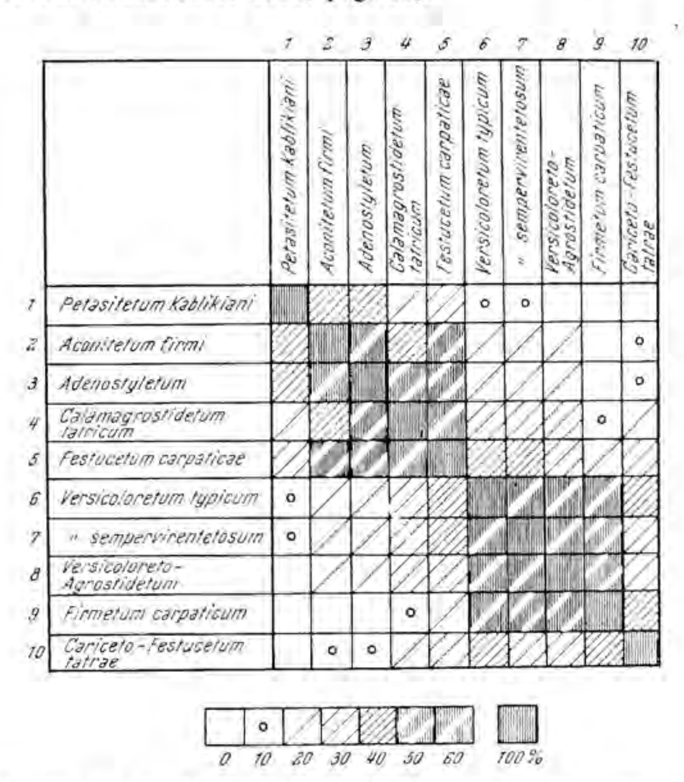


FIG. 60. Relaciones de afinidad entre las asociaciones de los *Calamagrostidetalia villosae* y de los *Seslerietalia variae* en el Tatra (según el método de CZEKANOWSKI y KULCZINSKI; tomado de SZAFER y PAWLOWSKI, 1959, pág. 273).

Por otra parte, debe hacerse constar que la elección de los inventarios tiene un papel importante si las investigaciones fitosociológicas han de conducir a una tipificación. En lugar de proceder al inventario de cada mancha aislada de vegetación, lo que resultaría imposible, o bien de dejar la elección al azar, tomaremos de antemano una decisión que abarque las manchas de vegetación de composición florística semejante, tan homogéneas como sea posible y distribuidas por una amplia superficie.

Los prácticos de la praticultura y del estudio de malas hierbas (DE VRIES, 1949, 1953, 1954; KLAPP, 1934, 1949, 1950, 1954; ELLENBERG, 1952, 1956) utilizan provechosamente los métodos estadísticos de correlación para establecer las relaciones recíprocas entre las especies vegetales.

Estamos de acuerdo con ELLENBERG en que la ordenación repetida de las tablas de comunidad en formas distintas puede contribuir a aclarar las relacio-

nes de semejanza entre las poblaciones aisladas de modo que el proceso de cálculo resulta innecesario.

Si el cálculo de correlación debe conducir a una tasa, sólo podrá referirse en todo caso a una parte de las especies contrapuesta a las restantes de una comunidad. Resulta, por tanto, imprescindible una elección. El fitosociólogo elegirá en primer lugar las especies que formen parte de la combinación de especies características, mientras el práctico se interesará sobre todo por las especies frecuentes, las productivamente importantes y que puedan suponer un rendimiento, así como por aquellas especies cuya presencia influye de alguna manera sobre las demás.

Para la introducción en los estudios estadísticos de correlación en la sociología de los prados se recomienda el trabajo crítico de KOLBE (1956) procedente del Institut für Pflanzenbau de Bonn. El autor señala que la caracterización de las comunidades vegetales con ayuda de un inventario exacto de especies no puede sustituirse por ningún otro método y que «los métodos que trabajan de un modo simplemente mecánico, según el principio del azar, deben desecharse porque en ellos no se tiene en cuenta la fisionomía del conjunto de especies en la superficie inventariada y porque no se cumplen las premisas necesarias para la utilización del principio del azar, y que además son contrarios a la concepción ecológica. Por otra parte, en las investigaciones biológicas, en las que las magnitudes mensurables no constituyen una verdadera constante y todos los factores están sometidos a oscilaciones, deberá utilizarse un método de investigación lo más sencillo posible que no deje de considerar lo más esencial, que consiste en dar unos resultados lo más ajustados posible a la realidad» (KOLBE, l. c., pág. 15).

Debemos corroborar este punto de vista, aunque haya que agradecer por otra parte todos los intentos encaminados a valorar estadísticamente en lo posible los inventarios conseguidos empíricamente.

KOLBE (l. c.) da ejemplos del cálculo de correlaciones en los que se tienen en cuenta los factores ecológicos del hábitat y la productividad de las distintas especies. Sus tablas se refieren entre otros puntos a la correlación de presencia de las especies características de la clase *Arrhenatheretea* y permiten concluir que la utilización de métodos estadísticos de correlación completa de modo apreciable la valoración ordinaria de los inventarios fitosociológicos de prados. Con ayuda de las relaciones relativas es posible representar de un modo claro y comparable la «presencia» de las especies como expresión de la amplitud ecológica de las distintas especies. No se indica hasta dónde puede llegarse a partir del cálculo de correlaciones aisladas en el reconocimiento de la combinación característica de especies tal como se define en la sistemática fitosociológica.

BOURDEAU (1961) es uno de los primeros que sostuvo el uso de las calculadoras electrónicas en la manipulación de los datos y se manifiesta de un modo más positivo. Espera de dichas calculadoras importantes avances para la clasificación objetiva de la vegetación. Es dudoso que sea éste el caso, porque todos los cálculos matemáticos encaminados a la clasificación no pueden evitar que el material empírico de partida no se abarque en su totalidad. La posibilidad de valoración depende además totalmente del grado de seguridad con que trabaje el botánico de campo, por lo que ya desde un principio debe manejarse un material de partida que no es equivalente.

Todo botánico de campo sabe por propia experiencia lo que cuesta realizar

un solo inventario «correcto», aunque sólo sea por la dificultad que entraña la determinación de los vástagos estériles, porque las relaciones de abundancia de las especies son muchas veces difíciles de concretar y porque están sometidas a cambios rápidos.

DAGNELIE (1960) es un matemático que emplea igualmente las calculadoras electrónicas y expone con detalle las distintas propuestas para el tratamiento matemático de las cifras y tablas obtenidas por los biólogos de campo. Confía en la valiosa ayuda que en un futuro puede aportar el análisis factorial que permite analizar las semejanzas entre los inventarios. La técnica de este método de análisis se encuentra todavía en sus inicios y su utilización presenta dificultades. «Les avantages de l'analyse factorielle pourraient suggérer que cette technique est destiné à supplanter prochainement les méthodes traditionelles d'analyse des tableaux de relevés. Par contre, les inconvénients cités pourraient faire croire qu'il s'agit là d'une méthode pratiquement inutilisable» (DAGNELIE, l. c.) *.

«Application of a Multivariate Technique to Ecological Survey» (1962) de HARBERD aporta nuevas fórmulas matemáticas para aplicarlas al problema de la ordenación y clasificación de las comunidades vegetales. Este autor americano no pretende que el tratamiento que da a los datos sea rigurosamente válido. Sus largas disquisiciones matemáticas culminan en la afirmación de que un fitosociólogo capaz, que conozca el terreno, hubiera llegado probablemente con mucho menos esfuerzo a unos resultados semejantes, esto es, a una ordenación semejante de las especies.

Al revisar los trabajos de sistemática fitosociológica con base estadística se va uno acordando de la sentencia de GRASSÉ (1924): «Statistique et Art de mentir ne font souvent qu'un» **.

Los intentos realizados hasta ahora de fundamentar biomatemáticamente la clasificación concebida florísticamente de las comunidades vegetales no han conducido a ningún resultado practicable. Podemos afirmar, junto con MAJOR (1961): «Mathematical analysis is not a heuristic tool leading to classification of vegetation. It is used to test classification» ***.

Probablemente la valoración matemática de los análisis fitosociológicos de campo realizará nuevos adelantos, en cambio la utilización de las matemáticas en la clasificación de las comunidades se enfrenta a dificultades básicas.

El escepticismo manifestado por PAVILLARD (1927) parece aún hoy día oportuno: «De l'avis conforme de ROMELL et de NORDHAGEN, les mathématiciens ne peuvent pas se passer des empiriques; reste à savoir si les empiriques ne pourraient pas se passer des mathématiciens. Qu'on veuille bien m'excuser de conserver encore une pointe de scepticisme à cet égard» ****.

---

* «Las ventajas del análisis factorial podrían sugerir que esta técnica está destinada a suplantar próximamente a los métodos tradicionales de análisis de las tablas estadísticas. Sin embargo, los inconvenientes citados podrían hacer creer que se trata de un método prácticamente inutilizable» (en francés en el original). (*N. del T.*)

** «Estadística y arte de mentir coinciden muchas veces» (en francés en el original). (*N. del T.*)

*** «El análisis matemático no es una herramienta heurística que nos conduzca a la clasificación de la vegetación. Se utiliza para comprobar dicha clasificación» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

**** «Según el parecer de ROMELL y NORDHAGEN, los matemáticos no podrían pasarse sin los empíricos; falta aún por saber si los empíricos podrían pasarse sin los matemáticos. Pido excusas por conservar un cierto escepticismo a este respecto» (en francés en el original). (*N. del T.*)

Métodos empíricos de clasificación de las comunidades vegetales. Como principios principales de clasificación de las comunidades vegetales hay que considerar: Ecología, corología, desarrollo de la comunidad, fisionomía y afinidad florística.

Agrupación ecológica. Se ha intentado en varias ocasiones crear un sistema fitosociológico basado en la economía de la comunidad. En este caso no se basa en la Ecología de las comunidades como tales, que no está clara en absoluto, sino en el hábitat considerado en sentido amplio como causa de la comunidad, o en uno o varios factores externos decisivos o bien en las formas vitales de las plantas entendidas como expresión de las condiciones del hábitat. Hasta qué punto esta conclusión es válida, esto es, hasta qué punto puede deducirse de las formas vitales el hábitat, permanece como una cuestión abierta. En todo caso, muchas formas vitales están definidas de un modo poco preciso; una misma planta puede también presentar distintas formas vitales (véase pág. 161) y formas vitales semejantes pueden llegar a predominar en los hábitats más distintos (véase también RAUH, pág. 448).

Se basa en factores del hábitat la clasificación de WARMING (1902), fundamentada en el suministro de agua (hidrófitos, xerófitos, mesófitos y halófitos), y la de GRÄBNER, que se apoya en el contenido en nutrientes del suelo. La división en series de SUKATSCHEV (1928) se basa también especialmente en el hábitat («ecological series»).

Si tenemos en cuenta los constantes progresos que en el último siglo se han realizado, y se siguen realizando, en el conocimiento y valoración de las características del hábitat, sobre todo de los factores del suelo, no hay que hacerse ilusiones de que con esta base pueda realizarse una división general y válida de las comunidades. Las agrupaciones ecológica y florística de las comunidades se relacionan entre sí como lo hace la causa aún mal conocida frente a sus consecuencias visibles.

Clasificación fisionómica-ecológica. Los sistemas que combinan los caracteres fisionómicos y ecológicos tienen una aplicación múltiple. Este es el caso de las clasificaciones de DIELS (1908, 1910), BROCKMANN y RÜBEL (1912), VIERHAPPER (1921), DU RIETZ (1921) entre otros, basadas todas ellas en SCHIMPER (1898).

Se reúne a las comunidades en unidades fisionómico-ecológicas (grupos de formaciones, clases y tipos de vegetación).

Debe conseguirse un sistema «que pueda emplearse sin necesidad de un estudio detenido» (BROCKMANN-JEROSCH y RÜBEL, 1912, pág. 13). Es comprensible que esto únicamente es posible haciendo ciertas concesiones.

Por este camino sólo es posible proporcionar una imagen del aspecto de un paisaje con ayuda de conceptos fisionómicos ampliamente definidos (tipos de dominancia). La utilización de este método tiene interés sobre todo para regiones muy extensas y mal conocidas o para realizar mapas de escala pequeña.

El «sistema mixto», cuyas unidades inferiores pueden ser florísticas, mientras que las superiores tienen como base caracteres fisionómico-ecológicos establecidos *a priori*, conduce a agrupaciones insostenibles, como la de los prados de siega y los ventisqueros, o la de la vegetación de las rocas litorales (*Senecietum cinerariae*), con ciertos matorrales (*Helichrysetum serotini*) y con la vegetación halófila de los cienos (*Salicornietum*). PAVILLARD (1912, pág. 13) señala al respecto: «¿Reuniríamos a los corderos blancos con los conejos blancos en el

mismo género con el pretexto de que tienen la piel del mismo color? La ordenación provisional de las asociaciones según su aspecto es una salida confusa sin ninguna base filosófica, y no habría nada más equivocado que la creación de 'géneros ecológicos' cuyas 'especies' serían las asociaciones descritas florísticamente.»

DU RIETZ (1924) duda también de la utilidad de este principio de división. «No hay casi ninguna esperanza de poder unificar alguna vez la Fitosociología con un 'sistema de formaciones', y no se puede por menos que constatar que, a través de esta agrupación en formaciones, hay que situar con cierta frecuencia en formaciones distintas a asociaciones que son muy cercanas si se consideran desde cualquiera de los demás puntos de vista.»

La subordinación de las unidades concebidas florísticamente a los términos fisionómico-ecológicos, poco precisos, excluye este último sistema, siempre que existan condiciones para una división precisa y profunda. Por el contrario, el mismo puede ser útil como principio provisional de ordenación en aquellos países cuya flora está aún muy mal conocida. En el capítulo acerca de las formas vitales se comentan más detenidamente las posibilidades de utilización de este sistema (véase pág. 160).

Clasificación corológica. E. SCHMID propone otro «sistema mixto» de división con base principalmente corológica.

Sus «cinturas de vegetación» están pensadas como unidades naturales. Para Suiza se distinguen: cinturas de *Carex-Elyna,* de *Vaccinium uliginosum-Loiseleuria,* de *Larix-Pinus cembra,* de *Picea,* de *Fagus-Abies,* de *Quercus-Tilia-Acer* y de *Laurocerasus,* a las que hay que añadir fragmentos de las cinturas de *Quercus robur-Calluna,* de la silvostepa con *Pulsatilla* y de la cintura de las estepas de *Stipa.*

Estas cinturas delimitadas geográficamente y basadas en especies de área semejante corresponden en parte a pisos altitudinales, en parte son estructuras «biocorológicas» determinadas por el suelo o por el hombre, de composición heterogénea, distintas por su naturaleza y, por tanto, casi incoordinables.

Como las cinturas son excesivamente complejas para servir de armazón para una subdivisión, se introducen además unas biocenosis determinadas por las condiciones locales. SCHMID ha expuesto varias veces cómo las concibe: «El camino hacia el análisis causal conduce a través del análisis de las diferentes especies a la formación de modelos y tipos, al espectro de tipos y, por último, al modelo de la biocenosis» (l. c., 1944, pág. 110). De todos modos resulta algo difícil obtener una idea clara del «modelo de la biocenosis» fundamental, y llegar a su establecimiento.

MOOR y SCHWARZ (1957) realizan un intento de coordinar esta clasificación con el sistema florístico y de representarla en mapas (1/10 000).

Clasificación dinámico-genética. Los trabajos de COWLES y CLEMENTS, muy ricos en ideas, han influido para que en los países anglosajones predomine la consideración dinámico-genética de la vegetación adaptada a los grandes espacios. El mismo CLEMENTS (1936) afirma que ha llegado el momento «to recognize fully that a natural system of community must be built just a certainly upon development» *.

---

* «De reconocer completamente que un sistema natural de comunidades debe estar basado hasta cierto punto en el desarrollo» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

Esta opinión no se ha confirmado hasta el momento. Precisamente en torno al punto central de la teoría de la sucesión, la comunidad clímax, divergen aún hoy las diferentes concepciones (véase pág. 611). Querer construir un sistema de comunidades vegetales basado en una evolución de la vegetación en gran parte hipotética parece ya un mal principio. Tampoco hay que olvidar que la sucesión natural de la vegetación se encuentra hoy día limitada a pequeñas superficies, ya que la influencia humana sobre la vegetación aumenta constantemente y que su desarrollo va cada vez más dirigido por el hombre. En las llanuras de la zona templada, donde naturalmente habría que encontrar comunidades clímax, la mayoría de los suelos se encuentran ocupados por cultivos o por comunidades alteradas.

Las unidades del sistema de CLEMENTS son:

Climax		Sere
	Climax (formation)	
Association		Associes
Consociation		Consocies
Faciation		Facies
Lociation		Locies
Sociation		Socies
Lamiation		Lamies
Sation		Saties
Clan		Colony
		Family
	Serule	
	Associule	
	Consociule	
	Sociule	

El primer grupo (*climax units*) abarca en orden decreciente a las unidades de la misma clímax y el segundo (*seral units*) indica los distintos estadios de desarrollo.

El término serule (con subdivisiones) se emplea para el gran número de sucesiones miniatura que se dan dentro de una comunidad de mayor amplitud (en parte, comunidades dependientes).

Las sucesiones pueden representarse según el esquema anterior y en forma de cuadro sinóptico. Sin embargo, no son adecuadas como base para la clasificación de las unidades de vegetación realmente existentes. TANSLEY (1920, página 147) insistía ya «that besides associations and their developmental stages (associes), there exists a great deal of mixed fragmentary vegetation which cannot be classified under the development concept» *.

Entre los análisis exactos de la comunidades vegetales realizados por CLEMENTS y su grosero sistema de clasificación basado en el desarrollo de la vegetación existe un contraste imposible de superar.

Resumiendo, podemos decir que todos los intentos de clasificación basados en caracteres dinámico-genéticos, fisionómicos, puramente corológicos o ecológicos contienen tantas inseguridades e hipótesis que no se pueden tomar como base para una sistemática amplia, lógica y comprensiva. Estas clasificaciones tie-

* «Además de las asociaciones y sus etapas de desarrollo (*associes*), existen muchísimas formas de vegetación mixtas y fragmentarias que no pueden clasificarse a base del criterio de desarrollo» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

nen otro gran defecto: se basan en propiedades que no radican en la estructura de la comunidad, sino que son extrañas al objeto que debe clasificarse.

Tipos de dominancia. En los países de habla inglesa, al lado del esquema de sucesión de CLEMENTS está muy difundida la clasificación de las comunidades según la fisionomía y la dominancia (WHITTAKER, 1962). De todos modos ha sido necesario realizar en ella algunas adaptaciones.

Algunas especies dominantes, como *Pinus silvestris, Pseudotsuga menziesi* y *Pinus ponderosa,* que conducirían a monstruosas asociaciones complejas, se descartan desde un principio. Los tipos de dominancia, en ocasiones denominados aun asociaciones, se caracterizan por una o varias especies, y en el caso de los tipos arbustivos, incluso por una lista de especies importantes.



FIGS. 61 a 63. Variación de la dominancia durante el ciclo anual en el *Trisetetum flavescentis* de los Grisones septentrionales.

FIG. 61. Aspecto prevernal de *Crocus albiflorus.*

Esta tipificación presenta, junto a la heterogeneidad de los tipos, el defecto adicional de que deba decidirse arbitrariamente si en la tipificación hay que considerar una, dos o más especies. El investigador puede elegir libremente sus tipos de dominancia de modo que éstas tengan una utilidad máxima.

La delimitación de tipos de vegetación basados en la dominancia no requiere ningún conocimiento florístico especial; se pueden reconocer sin dificultad a través de algunas especies dominantes (especies importantes, que se tienen especialmente en cuenta en las consideraciones forestales y de praticultura), por lo que este proceder encuentra muchos adeptos en los Estados Unidos y otros lugares.

Los tipos de dominancia pueden ordenarse de varias maneras; la agrupación más frecuente, en formaciones y clases de formación, acaba por ser una sistemática de las formas vitales (véase pág. 107).

Los tipos de dominancia pueden reunirse también en unidades colectivas comparables a las asociaciones de DU RIETZ (1932) o de TANSLEY y CHIPP (1926). Las asociaciones en el sentido actual son, sin embargo, unidades básicas distin-

tas a los tipos de dominancia, y no es posible establecer correlación entre unas y otros. Ciertamente, hay tipos de dominancia que corresponden a asociaciones determinadas y algunos de ellos incluso pueden diferenciarse por especies características. No hay que olvidarse de la variación temporaria de la dominancia (según WHITTAKER, l. c., pág. 156) (véanse Figs. 61 a 63).

A los tipos de dominancia les falta la homogeneidad necesaria para poderlos tomar como base de partida para una sistemática de comunidades de utilización general. Se unen mejor a la sistemática fisionómica de comunidades si se consideran las formas vitales dominantes, con lo que su empleo conduce a una clasificación fisionómica de la vegetación (véanse págs. 160 a 165).



FIG. 62. Aspecto vernal de *Trollius europaeus.*

Tipos de bosque y de pradera. Los tipos de bosque y de pradera reconocidos con fines forestales y de praticultura son algo totalmente aparte de la sistemática de comunidades y son independientes de la misma.

Se han concebido y ordenado con fines prácticos y no han de coincidir, por tanto, con la sistemática de la Fitosociología teórica; requieren también criterios propios y muchas veces utilizan métodos especiales de medida, recuento o pesada que sólo coinciden en parte con los fitosociológicos. Los tratados de silvicultura y praticultura dan información acerca de estos temas.

En el caso de que la ordenación de estas unidades no coincida simplemente con la fitosociológica, parece necesario que tenga unos sólidos fundamentos fitosociológicos.

Del tratado «Methods of Surveying and Measuring Vegetation» de praticultura de D. BROWN (1954) se desprende que aún hoy día no se ha llegado a este punto, lo mismo que se desprende de la discusión de los sociólogos forestales en el simposio de Tipos y Ecosistemas Forestales que se celebró en el Congreso de Botánica de Montreal (1959). De las conferencias que allí se dieron merecen

especial mención, a nuestro juicio, las de AICHINGER, ELLENBERG, KRAJINA y KUJALA.

La concepción de AICHINGER (1959), que sitúa en primer plano el «tipo de desarrollo forestal», se acerca mucho a la puramente fitosociológica.

ELLENBERG, KRAJINA y KUJALA, lo mismo que HARTMANN (1958), abogan por una base lo más cercana posible al método de la clasificación florística de la vegetación, tal como es usual en la Fitosociología. Se considera que sobre esta base sería más fácil conseguir un acuerdo entre las distintas escuelas que se ocupan de la silvicultura.



FIG. 63. Aspecto estival de *Paradisia liliastrum* y gramíneas.

ELLENBERG propone como plataforma común la utilización de una superestructura de alianzas definidas florísticamente y de unidades superiores en el sentido de la escuela de Zürich-Montpellier; sin embargo, para una clasificación local en unidades básicas deja libre la elección entre sociaciones, tipos forestales de CAJANDER, asociaciones u otros tipos localmente válidos.

Si no puede trasladarse sin más la tipología forestal nórdica a las condiciones tropicales y subtropicales, parece todavía posible reducir de este modo a un común denominador todos los tipos distintos.

La concepción local de los tipos particulares, según el ejemplo de CAJANDER, se ajusta a la composición siempre pobre en especies de los bosques septentrionales. En las zonas subtropicales y en los bosques tropicales, muy ricos en especies, extremadamente mixtos y, por tanto, con árboles muy repartidos en el espacio (GUTZWILLER, 1955), deben considerarse los tipos de un modo distinto.

Es evidente que los tipos de bosque y prado, como las comunidades vegetales en general, son componentes integrantes del sinecosistema.

Sistemática de comunidades con base florística. En la clasificación sobre base florística se reúnen en un tipo de comunidad los inventarios de campo semejantes entre sí, en lugar de los tipos de dominancia. Los inventarios particulares son, tal como indica MAJOR (1961), el «starting point» de la Fitosociología.

Mediante esta clasificación, el valor indicador de los táxones alcanza su significado completo.

Valor indicador de los táxones. La comunidad vegetal se compone de individualidades taxonómicas diferentes por sus requerimientos ecológicos, por su significado dinámico-genético, su procedencia y origen. Cada taxon particular tiene un valor indicador, aunque esté limitado por la competencia en cuanto a espacio y alimento. Los táxones se convierten así en indicadores ecológicos, corológicos y dinámico-genéticos más o menos expresivos, que permiten una caracterización sinecológica, singenética y sincorológica de las comunidades, que a menudo alcanza hasta los detalles.

Sustitución de factores. No hay que olvidar que en muchos casos este valor indicador no puede generalizarse. Un indicador de sequedad puede convertirse en indiferente o incluso preferir la humedad al variar el clima; especies indicadoras de suelos calcáreos, etc., se pueden comportar como indiferentes en otros lugares (véase también pág. 338).

De este modo queda planteado el espinoso tema de la sustitución de factores, al que RÜBEL (1930, págs. 36 a 47) ha dado un tratamiento detenido, aunque algo simplista. Considera una serie de posibilidades de sustitución de factores como hechos y los confronta entre sí, sin que ninguno de los ejemplos llegue a convencer. Debido a las múltiples posibilidades de sustitución no hay casi esperanzas de poder decir en un caso concreto qué factores son los que se sustituyen, ya que normalmente hay que considerar varios factores.

Semejanza florística y ecológica. Al igual que en los táxones, en las comunidades vegetales puede hablarse también de caracteres de adaptación y de caracteres fijos de organización: los primeros se basan en la conjunción de las formas vitales, mientras que los últimos lo hacen en la combinación de táxones.

Una semejanza en la combinación característica de táxones permite concluir una semejanza en las condiciones ecológicas y en la situación geográfica. Las unidades basadas en la semejanza florística comprenden, pues, material homogéneo no sólo desde el punto de vista florístico, sino también del ecológico, del geográfico y de la historia de la flora.

Progresión sociológica. La «progresión sociológica» se considera útil como principio de ordenación de las comunidades vegetales delimitadas florísticamente. Cada unidad superior ocupa un lugar según su nivel de organización sociológica y no por comparación con un esquema fijo. La experiencia muestra que, si no se exagera, esta forma de ordenación es lo suficientemente sencilla y al mismo tiempo flexible para una agrupación lógica de vegetaciones.

El material de partida que debe clasificarse son las tablas de comunidad. La clasificación sitúa al principio de la ordenación lo «sociológicamente» más sencillo, lo inestable y, al final, lo más complejo. En primer lugar se sitúan las comunidades de organismos en suspensión en el aire y el agua, las de organización más primitiva. La unión comunitaria es en ellas tan laxa, en el caso de que exista, que resulta muy difícil poder diferenciar asociaciones (véase PAVILLARD, 1925, pág. 423). Entre los miembros de estas colectividades muy primiti-

vas no hay casi competencia por el espacio y el alimento, y, dejando a un lado el parasitismo, no se pueden demostrar interrelaciones entre los individuos particulares ni entre las especies. Hasta que no se establece una cierta densidad de individuos no aparece la competencia por el espacio. Los componentes de estas comunidades planctónicas se encuentran en el grado más bajo de desarrollo, tienen una constitución muy sencilla, nada exigentes, ecológicamente homogéneos y por lo general ampliamente distribuidos. En las comunidades planctónicas no puede hablarse de una estratificación de la vegetación (véase pág. 173).

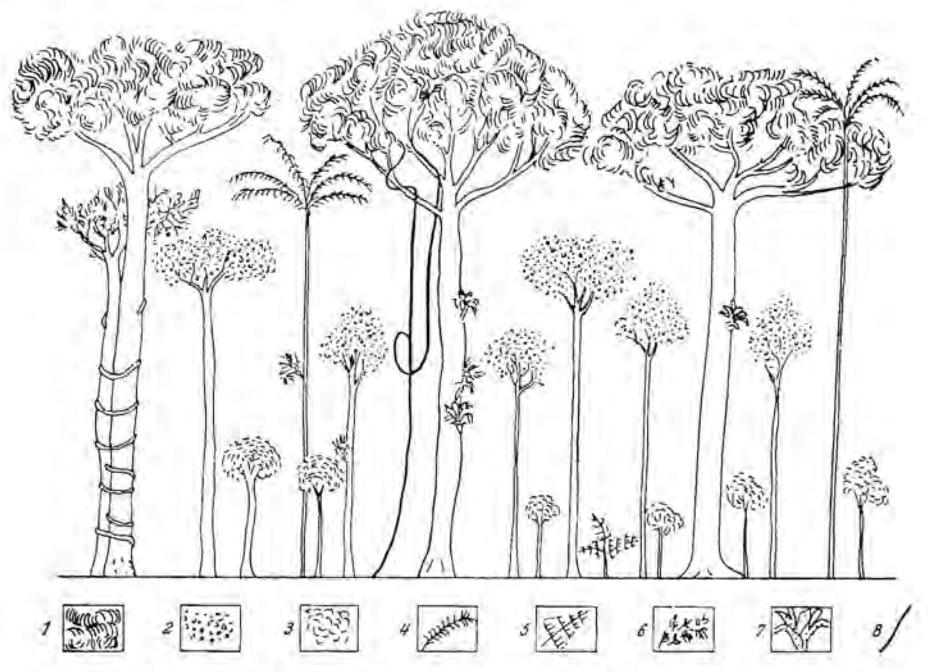


FIG. 64. Estructura esquemática de la pluviisilva del Brasil meridional (según R. M. KLEIN, 1961).

1 Macrofanerófitos (árboles altos)
2 Mesofanerófitos (árboles medios)
3 Nanofanerófitos (arbustos)
4 Vegetales en forma de palmera
5 Helechos arborescentes
6 Parásitos
7 Epífitos (Bromeliáceas)
8 Lianas (bejucos)

En el extremo opuesto de la escala se encuentra con su magnificencia majestuosa y su multiplicidad ecológica la pluviisilva tropical, que es el ejemplo de la complejidad fitosociológica máxima, mayor producción y mejor aprovechamiento del espacio. En su complicada estructura multistratificada presenta la selva tropical un cuadro maravilloso de la convivencia estrecha entre plantas y grupos de plantas de elevado grado de desarrollo, muy exigentes y extremadamente variados sistemática y ecológicamente (Fig. 64).

Las comunidades estructuralmente primitivas desde el punto de vista singenético, corresponden en general a estadios iniciales, que permanecen largo tiem-

po en tal situación o bien no pueden salir de ella; puede tratarse también, como algunas comunidades mediterráneas de terófitos, de estadios de reducción debidos a la influencia humana. Por el contrario, las comunidades forestales de elevado grado de organización y en cuya construcción han participado las formas más variadas de relación entre vegetales, representan etapas finales relativamente estables de un largo desarrollo.

Estima del nivel de organización. Al estimar el grado de organización de una comunidad vegetal deben considerarse los siguientes caracteres:

1. El grado de unión y correspondencia entre las especies e individuos. La mayor o menor unión se ve influenciada en gran manera por la vida de los constituyentes, en un lugar fijo. Las comunidades fijas en un lugar muestran una coherencia mucho más fuerte que las comunidades de seres que viven en suspensión, que nadan y aun que las de organismos enraizados inestables y ocasionales.
2. La presencia de interrelaciones entre los miembros de la comunidad. Las comunidades en que la convivencia se debe exclusivamente a una contigüedad de los miembros son de organización más sencilla que las que presentan una competencia intensa entre especies e individuos; las abiertas son generalmente más sencillas que las comunidades cerradas. Siempre que pueda demostrarse una competencia por espacio, luz, alimento y lugar de germinación, podrá hablarse de vida comunitaria.
3. La diferenciación ecológica. Cuanto más complicada sea la composición en relación a la estratificación, las formas vitales, las adaptaciones a la vida social y cuanto más estrecha sea la unión entre los estratos, tanto más complicada y más desarrollada es la comunidad; cuanto más sencillas sean las manifestaciones vitales de sus componentes en relación a reproducción y multiplicación, diseminación, productividad, duración de la vida, etc., más sencilla será la organización social. Las comunidades de formas vitales equivalentes y ecológicamente sencillas (por ejemplo terófitos) son de un nivel bajo de organización.
4. La estabilidad y duración de las comunidades. Las comunidades sencillas iniciales y de transición son normalmente menos duraderas y menos estables que las comunidades finales condicionadas por el clima. Lo mismo es válido para las comunidades de sembrados y cultivos determinadas por el hombre.
5. La independencia sociológica. Las comunidades dependientes y especialmente las de epífitos son de corta duración y de estructura sociológica sencilla.
6. La diferenciación del biótopo, en particular, del perfil del suelo, del suelo nutritivo de las comunidades superiores.

Con motivo del estudio de las comunidades del cieno lacustre, observó Moor (1936) que las comunidades estructuralmente sencillas se afectan o desaparecen por pequeñas variaciones de las condiciones vitales, del macroclima, etcétera, mientras que las praderas y comunidades de arbustos que son de estructura más fija requerirían influencias mucho más intensas, y las comunidades forestales determinadas por el clima sólo se ven afectadas en su equilibrio por catástrofes (tala, incendio) o bien por variaciones climáticas.

A los bosques climácicos de elevada organización les corresponde además un biótopo amplio y muy diferenciado (véase Br.-Bl., 1921, pág. 348). Su clima interno es apreciablemente distinto del externo (clima general). Esta diferencia puede ser tal que el clima externo sea de carácter subárido mientras que en el interior predominen siempre condiciones climáticas húmedas.

Las comunidades vegetales descritas hasta ahora permiten establecer una ordenación provisional basada en la progresión sociológica.

Ordenación de las unidades sociológicas superiores según su progresión sociológica.

A. Comunidades extrarregionales no estratificadas, ecológicamente sencillas, formadas por organismos inferiores y poco exigentes, con interrelación muy laxa.

I. Comunidades de seres que viven en suspensión en un medio no estable.

1. Composición de las comunidades sometida a cambios rápidos, muchas veces súbitos (*Aeroplancton*).

2. Composición más estable, sometida frecuentemente a ritmos cíclicos (*Hidroplancton*): *Diatomion, Melosyrion, Diploneidion.*

II. Comunidades de medios más o menos estables.

1. Formando poblaciones sobre superficies de nieve o hielo, comunidades pobres en especies, caracterizadas por la gran capacidad de diseminación de sus constituyentes (*Crioplancton*).

2. Sobre suelos de rocas y cienos (*Scytonemion, Lyngbion*).

3. Comunidades subterráneas de bacterios, algas y hongos del suelo, que mantienen muchas veces interrelaciones intensas *(Fitoédafon)*.

B. Comunidades de distribución regional, claramente estratificadas, fijas, formadas por vegetales de organización elevada que presentan relaciones mutuas intensas.

I. Comunidades unistratificadas sin competencia radical.

1. Organismos que flotan libremente (*Pleuston*).

a) Oceánicas. Comunidades semejantes a los sargazos.

b) Límnicas. Comunidades de lentejas de agua *(Lemnetea)*.

2. Adnatas.

*a)** Comunidades dependientes fijas sobre las cortezas con capacidad de desarrollo muy limitada. Comunidades de algas, líquenes y musgos (*Schizogonion cruenti, Lecanoretalia variae, Lophocoletalia,* etc.).

** Comunidades endo y epilíticas que habitan en rocas. Pertenecen a ellas: comunidades de *Gloeocapsa* y de *Aphanocapsa* (comunidades de líquenes crustáceos).

*** Comunidades sumergidas de algas adnatas. Pertenecen a este grupo asociaciones de *Acetabularia; Cystoseiretalia.*

b) Comunidades fijas al suelo con posibilidades de desarrollo ulterior.

α) Comunidades de poca duración fijas al suelo o a rocas, pobres en especies, ecológicamente sencillas; muchas veces estadios iniciales. Pertenecen a este grupo comunidades de *Zygogonium,* de *Cystococcus* y *Stereonema,* etc.

β) Poblaciones de líquenes y musgos, más ricas en especies, ecológicamente más exigentes.

II. Comunidades radicantes de dos o más estratos.

IIa. Comunidades abiertas de comensales poco relacionados. Competencia por el lugar de germinación y el alimento.

1. Comunidades finales climáticas sin posibilidades de desarrollo ulterior: comunidades de desiertos y estepas desérticas.

2. Determinadas por el suelo; generalmente comunidades iniciales: comunidades de dunas, pedregales y grietas de rocas. Pertenecen a este grupo: *Ammophiletea, Asplenietea rupestris,* etc.

IIb. Comunidades cerradas: competencia por el lugar de germinación, el espacio y el alimento.

1. Poca estabilidad. Constituyentes predominantes terófitos que varían su lugar de vida; a menudo comunidades efímeras de tierras de cultivo, bordes de estanques, etc., determinadas por el hombre. Pertenecen a este grupo: *Bidentetea, Secalinetea, Chenopodietea* y *Onopordetea.*

2. Comunidades estables de composición más fija, lugar de vida fijo.

   a) Pobres en especies, uniformes biológicamente, comunidades acuáticas o de pantanos muchas veces formadoras de poblaciones continuas.

      α) Comunidades sumergidas sostenidas por el agua. Pertenecen a este grupo: *Posidonietea, Littorelletea* y *Potametea.*

      β) Comunidades emergidas, pisoteadas (=Trittgesellschaften), de pantanos y cienos, generalmente pobres en especies y con frecuencia formando grandes poblaciones uniformes. Pertenecen a este grupo: *Plantaginetea majoris, Phragmitetea* y *Salicornietea.*

   b) Comunidades de la tierra firme, biológica y ecológicamente complejas, generalmente ricas en especies.

      α) Comunidades de pocos estratos, no forestales ni arbustivas.

      * Comunidades poco estables con muchos terófitos. Poca interacción mutua entre los estratos. Pertenecen a este grupo: *Corynephoretea, Tuberarietea guttati.*

      ** Praderas y pastizales persistentes y comunidades megafórbicas (vegetación herbácea). Pertenecen a este grupo: *Thero-Brachypodietea, Festuco-Brometea, Caricetea curvulae, Elyno-Seslerietea.*

      *** Comunidades de arbustos y matas. Doble estratificación persistente. Influencia de un estrato sobre el otro más o menos manifiesta.

         + Estrato muscinal poco denso, influido por el estrato herbáceo, rara vez ausente. Comunidades de arbustos enanos. Pertenecen a este grupo: *Ononido-Rosmarinetea, Cisto-Lavanduletea.*

         ++ Estrato muscinal por lo común muy compacto (raramente falta) y que condiciona al estrato herbáceo (*Oxycocco-Sphagnetea*).

      β) Comunidades arbustivas y de bosque de varios estratos; inferiores influidos más o menos intensamente por los superiores.

      * Generalmente tres estratos, con frecuencia, determinados edáfica o bióticamente. Comunidades de epífitos dependientes poco desarrolladas. Comunidades arbustivas (*Prunetalia, Salicetea purpureae*).

      ** Generalmente más de tres estratos, muchas veces como clímax, en equilibrio duradero con el medio ambiente. Casi siempre comunidades de epífitos presentes, muchas veces bien desarrolladas. Comunidades forestales (*Quercetea ilicis, Populetea albae,* etc.).

Las unidades superiores se ordenan del mejor modo según la progresión sociológica. Por el contrario, tiene poco sentido extender también esta ordenación a las unidades inferiores. Los matices son demasiado pequeños y el llevar la graduación a la práctica es demasiado sutil. Las relaciones florísticas son suficientes para determinar el orden de las unidades inferiores de vegetación.

Denominación de las unidades de vegetación. La sistemática taxonómica cuenta con un medio apreciable para dilucidar las dificultades de nomenclatura en el «International Code of Botanical Nomenclature» realizado bajo la supervisión de J. LANJOUW.

La Fitosociología debería poseer una guía semejante antes de que la confusión de nombres de las comunidades se propague demasiado.

Historia de la nomenclatura de las comunidades. El desarrollo de la ciencia de la vegetación se refleja en las variaciones en la nomenclatura de las comunidades vegetales. Los padres de la Fitosociología, LECOQ y KERNER, así como STEBLER y SCHRÖTER entre otros, se conformaban con denominar a las comunidades según la especie vegetal predominante. Se hablaba de una formación de *Rhododendron ferrugineum*, de un prado de cervuno, un tipo de *Carex sempervirens*, etc.

Pronto se afianzó la costumbre de emplear para la denominación de las comunidades el nombre de una especie o género dominante o sociológicamente importante, al que se añadía el sufijo *-etum* tomado del latín; y el epíteto específico adquiría la forma del genitivo (ejemplos: *Caricetum elatae, Quercetum ilicis*).

Pero como la mayoría de las plantas que forman poblaciones continuas (la mayoría de los árboles, por ejemplo) pueden predominar en varias o en muchas comunidades, hubo la necesidad de tomar dos nombres de plantas para denominar la asociación (*Querceto-Betuletum, Ericeto-Pinetum,* etc.).

La jerarquización de las comunidades en asociaciones, alianzas, órdenes, etc., requirió la introducción de nuevos sufijos correspondientes a estas categorías.

La gran mayoría de los fitosociólogos reconocen hoy día la siguiente escala de unidades fitosociológicas de base florística, y con los correspondientes sufijos.

Sinopsis de las unidades sistemáticas de comunidad

Clase:	sufijo *-etea*	(*Quercetea ilicis*)
Orden:	sufijo *-etalia*	(*Quercetalia ilicis*)
Alianza:	sufijo *-ion*	(*Quercion ilicis*)
Asociación:	sufijo *-etum*	(*Quercetum ilicis*)
Subasociación:	sufijo *-etosum*	(*Quercetum ilicis pubescentetosum*)
Variante (raza):	— —	(*Quercetum ilicis pubescentetosum, variante de Quercus coccifera*)
(Facies):	— —	

Aparte de esta serie está la sociación, que debiera intercalarse quizá entre asociación y subasociación (véase pág. 120).

El empleo de las unidades anteriores se aprobó en el VIII Congreso de Botánica en París (véase pág. 21).

Si las comunidades deben situarse unas al lado de otras simplemente como puntos de referencia, «convenient points of reference», o bien deben ordenarse de un modo jerárquico (como se ha indicado), es una cuestión de criterio, cuya decisión debe basarse en el interés que presentan las unidades creadas, teniendo también en cuenta el aspecto económico (Agricultura, Praticultura, Silvicultura, etc.) y las ciencias próximas. Hoy día debería ya haberse tomado esta determinación.

Nomenclatura de las comunidades. El Comité del Prodromus en París dio el 6 de mayo de 1933 por primera vez unas propuestas para la denominación de las comunidades vegetales (véase también MOOR, 1938), las cuales se publicaron en el primer fascículo del prodromo de las comunidades vegetales.

En su utilización práctica se vieron pronto insuficiencias y lagunas, de modo que MEIJER-DREES elaboró unas cuidadosas propuestas de nomenclatura que presentó en 1954 a un conjunto de fitosociólogos europeos (véase *Vegetatio*, volumen IV, 1).

De este intercambio de ideas surgieron unas líneas a seguir que deben considerarse y damos a continuación. Por el momento hay que conformarse con recomendaciones, ya que la Fitosociología aún está en construcción.

Reglas de nomenclatura y propuestas. 1. A las comunidades debe dárseles un nombre latino o latinizado.

2. Al acompañar el nombre con el del autor y fecha le otorga un sentido determinado, se elimina el peligro de confusión en la concepción de la comunidad y se facilita su inclusión dentro de un sistema. Tal como señala PINTO DA SILVA, la corta cita bibliográfica aporta también facilidades para cualquier investigación posterior acerca de la comunidad.

3. Nomina nuda carecen de validez.

4. Para que los nombres de asociación tengan validez deben ir acompañados por una diagnosis mínima (tabla o, por lo menos, un conspecto de la combinación característica de especies basado en varios inventarios).

5. La mayoría de los consultados están de acuerdo en mantener el principio de prioridad, al igual que en la taxonomía, ya que tal como indica GILMOUR (1961) en otro contexto: «any other basis of choice, for example: the most suitable or most widely used name would bad to endless dispute» *. De todos modos, persiste el peligro de que al utilizar en forma demasiado estricta el principio de prioridad puedan darse casos de inconveniencia, tal como señaló DU RIETZ (1949) y como indican también GUINOCHET, BOLÒS, LEMÉE y MULLENDERS entre otros. Necesariamente hay que tener esta circunstancia en cuenta. Entre tanto, no debemos olvidar que el nombre representa tan sólo el cartel de un hecho, que puede estar sometido a cambio.

6. Si la composición florística de una asociación o una unidad superior es alterada esencialmente por un segundo autor, pero de modo que no constituya una nueva unidad, hay que poner el nombre del primer autor entre paréntesis: *Erico-Pinetalia* (OBERD, 1949) em. HORVAT, 1959.

7. El nombre del autor no varía al pasar una asociación de una unidad de orden superior a otra, y tampoco cuando el nombre genérico o específico utili-

* «Cualquier otra base de elección, por ejemplo: el nombre más adecuado o el más usado conduciría a discusiones interminables» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

zado sufra una variación nomenclatural (*Quercetea robori-sessiliflorae = Quercetea robori-petraeae, Tuberarietea guttati* en vez de *Helianthemetea guttati*).

Tal como propone PINTO DA SILVA (1954), se va haciendo cada vez más necesario un índice de nombres de las comunidades descritas según el modelo del Index Kewensis, lo mismo que un organismo internacional que hiciera propuestas para la validación de nombres y que eventualmente decidiese cuando fuera necesario.

Se recomienda además elegir especies predominantes y muy constantes, o bien las exclusivas o electivas de la comunidad. También es posible una unión entre caracteres ecológicos o nombres de cualidades y el nombre de especies o géneros (*Xerobrometum, Hygrocurvuletum, Magnocaricetum*). Allí donde sea posible deben evitarse las denominaciones geográficas, habituales en taxonomía, aunque no siempre se puede prescindir de ellas (*Xerobrometum raeticum, Carpinetum orientalis croaticum* Horvatic).

Por el contrario, y opuestamente al punto de vista de BACH, KUOCH y MOOR (1962), es mejor evitar su utilización en las unidades inferiores (variantes, razas), ya que si no hay que temer confusiones con las asociaciones justamente denominadas con términos geográficos.

En los nombres dobles, como *Querceto-Carpinetum* o *Rosmarineto-Lithospermetum*, se abrevia actualmente el primer nombre genérico y se suprime el sufijo -eto: *Rosmarino-Lithospermetum*. Lo mejor es emplear para la denominación la especie sociológicamente más significativa o importante de la comunidad. Esta puede ser una especie del estrato arbóreo, pero también del arbustivo o del inferior. *Erico-Pinion, Blechno-Fagetum, Rhododendro-Vaccinion, Rusco-Quercetum robori, Aceri-Fagetum.*

Lo mejor para denominar las unidades superiores es utilizar un nombre de asociación o alianza añadiéndole el correspondiente sufijo: *Eucladio-Adiantetum, Adiant-ion, Adiant-etea.* En algunos casos se emplea en la denominación de órdenes y clases algún adjetivo ecológico: *Asplenietea rupestris, Therobrachypodietalia, Therobrachypodietea.*

HÖFLER y WENDELBERGER (1954) y últimamente BACH, KUOCH y MOOR (1962), entre otros, han discutido las dificultades lingüísticas de nomenclatura, y para allanarlas han hecho propuestas dignas de ser tenidas en cuenta.

Unidades taxonómicas de vegetación. Las siguientes unidades de vegetación se han aceptado ampliamente y han demostrado su utilidad en la práctica.

I. Asociación. La asociación es la unidad básica de nuestra clasificación y corresponde a lo que es la especie en la sistemática de los táxones. Sin embargo, y tal como se ha indicado, no es la menor unidad de vegetación. Subordinadas a ella se encuentran las subasociaciones, variantes y facies (véase pág. 120).

Una población concreta ha de presentar los caracteres esenciales de una asociación para poder ser considerada como un representante de la misma. Debe presentar sobre todo la combinación característica normal de especies, o sea, un número mínimo de las especies características y diferenciales, así como de las especies acompañantes más importantes. Aún más, el número total de especies no debe ser inferior a un mínimo específico para cada asociación. Si una asociación incluye varias subasociaciones, todo lo indicado es válido para cada una de ellas. Para que un nombre de asociación sea válido debe indicarse por

lo menos la combinación característica de especies, caso de que no se disponga de ninguna tabla. En algunas asociaciones bien caracterizadas pero muy poco frecuentes hay que conformarse con una lista completa de especies.

Combinación característica de especies. Las especies características junto con las constantes (que se presentan por lo menos en un 50% de los representantes investigados) forman la combinación característica de especies completa, y constituyen el armazón básico de la comunidad.

Un solo individuo de asociación no incluye normalmente el número total de especies características, ni tampoco a todas las de grado de presencia elevado. De la tabla de asociación se deduce cuál es el promedio de especies de este tipo que se presentan en un representante típico bien desarrollado. El promedio de especies características y de las más o menos constantes que se hallan en un representante de la asociación da la combinación característica de especies normal.

Cuanto mayor sea la relación de especies constantes con respecto al número total, más homogénea será la asociación; cuanto mayor sea la proporción de especies características, mejor caracterizada estará la asociación desde los puntos de vista florístico y ecológico.

Fragmento de asociación. Se denominan fragmentos de asociación a aquellas manchas de vegetación que pertenecen sin ninguna duda a una asociación determinada, pero que no se han desarrollado totalmente debido a influencias externas (falta de espacio, hábitat desfavorable, interferencias humanas o animales) y que por ello dan un cuadro parcial de la asociación. Una almohadilla de *Sphagnum* con *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus* y algunas especies ubiquistas o un hayedo próximo a una gran ciudad que tenga pocas de las especies propias serán fragmentos de asociación (Fig. 65). Hay asociaciones que hoy están representadas casi exclusivamente, o aun exclusivamente, por fragmentos.

Así, la mayoría de los bosques de ribera en la baja llanura centroeuropea (*Alneto-Ulmion*) han sido destruidos o se han transformado en pequeños restos. Debemos familiarizarnos con la idea de que la mayoría de las asociaciones naturales en las zonas densamente pobladas sólo se presentan de un modo fragmentario.

Existen también, sin embargo, comunidades totalmente naturales que están representadas casi tan sólo por fragmentos, como, por ejemplo, las asociaciones de turberas altas en grandes zonas de la Europa media, las asociaciones nitrófilas de lugares donde descansan los animales salvajes, las comunidades de bosques talados del *Atropion*, etc.

Bajo condiciones externas desfavorables, como en los límites de su área de distribución, puede suceder en ciertos casos que alianzas semejantes no se mantengan claramente diferenciadas porque las pocas especies características presentes se entremezclan. Tal es el caso de algunas comunidades ruderales y segetales en el piso subalpino de los Alpes orientales. El empobrecimiento llega hasta tal punto que campos de cereales y huertos tengan una flora de malas hierbas tan igual que casi no se pueda distinguir entre las alianzas del *Secalinion* y el *Polygono-Chenopodion*, distinción muy sencilla en otras condiciones.

Algunas comunidades de cultivos sometidas a una fuerte influencia humana muestran una diferenciación aún más débil. Tüxen (1962) señala que, como consecuencia de los métodos modernos de cultivo y de la utilización de abonos

químicos artificiales, sustancias de crecimiento y venenos en gran parte en Europa central, se ha provocado un empobrecimiento en las comunidades de las *Secalinetalia* y de los *Polygono-Chenopodietalia,* que ha conducido no sólo a la desaparición de las especies características de asociación y alianza, sino que ha llegado incluso a la desaparición de la mayoría de las de orden. La mejora en la purificación de las semillas debe haber contribuido también a este empobrecimiento.

II. Subasociación. Se consideran subasociaciones a aquellas comunidades que difieren del tipo de la asociación pero a las que faltan especies características específicas. Se diferencian de la composición típica de la asociación por la presencia de especies diferenciales, o sea táxones que no se presentan en el tipo principal o que lo hacen de forma esporádica. Puede ser debido a que su área de distribución está más limitada geográficamente (especies diferenciales geográficas) o a que muestran diferencias ecológicas pequeñas (especies diferenciales ecológicas).



FIG. 65. Variante de orquídeas del *Nardetum subalpinum* en Alp La Schera, 2000 m, Parque Nacional Suizo. Pueden distinguirse: *Botrychium lunaria, Coeloglossum viride, Nigritella, Nardus.* (Foto HELLER y BR.-BL.)

Parece innecesario dar nombres distintos a ambos grupos de especies diferenciales, como proponía KLEMENT (1955).

Las asociaciones ampliamente extendidas (*Quercetum robori-petraeae, Querco-Carpinetum* y *Mesobrometum,* entre otros) incluyen una serie de subasociaciones determinadas en parte por causas edáficas, en parte por clima local o por razones corológicas.

La forma más húmeda de una asociación propia de suelos secos puede constituir una subasociación edáfica caracterizada por la presencia más o menos regular de especies indicadoras de la humedad.

Especies diferenciales geográficas del *Berberido-Rosetum* de Vintschgau frente a la subasociación *sambucetosum* de la baja Engadina son, entre otras, *Ligu-*

strum vulgare y *Bryonia dioeca,* especies que no llegan hasta la baja Engadina (Br.-Bl., 1961).

En algunos casos las subasociaciones de una asociación pueden reunirse en grupos de subasociaciones (grupo de subasociaciones húmedas, grupos de subasociaciones secas).

Para diferenciar las asociaciones de las subasociaciones se designan estas últimas con el sufijo «etosum» (en lugar de «etum») unido al nombre genérico o específico de una de las especies diferenciales más importantes (*Rhododendro-Vaccininietum calamagrostidetosum, Rusco-Quercetum violetosum* y *viburnetosum,* etc.).

III. Variante. Denominamos variantes a pequeñas desviaciones del tipo que nos parecen dignas de consideración por algún motivo.



Fig. 66. Facies nitrófila de *Urtica dioeca* en un claro iluminado del bosque de ribera de *Populus* junto al Dniester. (Foto Walas, excurs. S.I.G.M.A.)

Las variantes no tienen especies diferenciales constantes, pero se diferencian frecuentemente por la mayor abundancia de determinados táxones, que no pueden considerarse especies diferenciales, o bien por una dotación de especies algo distinta en los detalles (Fig. 65).

IV. Facies. Las facies se caracterizan por una combinación particular de especies, más o menos casual, dentro de una asociación o subasociación. Se habla de la facies de *Allium ursinum* de una asociación forestal, una facies de *Typha angustifolia* del *Scirpo-Phragmitetum* o de una facies de *Urtica dioeca* en el bosque de ribera (Fig. 66). Son causa de la formación de facies las condiciones del suelo o la acción de la competencia, caso de que la influencia antropozoógena no sea decisiva.

V. Sociación. Puede presentarse el caso de que la vegetación, muy densa, sea sumamente pobre en especies, tal como sucede, por ejemplo, en algunas comunidades de países septentrionales.

DU RIETZ (1942) y NORDHAGEN (1943, 1954) proponen delimitar primero estas comunidades según la dominancia de las especies y denominar sociaciones a las unidades así concebidas.

La sociación es, igual que la asociación, un concepto abstracto, y se caracteriza por una estrecha coincidencia florístico-fisionómica en todos los estratos. Las poblaciones concretas reunidas en una sociación deben ser más o menos «homogéneas». Sin embargo, casi no puede precisarse hasta qué punto debe llegar esta homogeneidad cuantitativa y cualitativa. Dentro de unos ciertos límites dependerá del tipo de investigación y del criterio subjetivo del investigador.

Los investigadores suecos denominan sociaciones a comunidades que presentan una especie dominante y especies constantes.

La diferencia básica entre asociación y sociación (como unidades abstractas) reside en que el concepto de asociación se fundamenta en las relaciones de fidelidad (especies características y diferenciales), mientras que la sociación se basa en la dominancia y la constancia de las especies.

Generalmente es fácil diferenciar sociaciones dentro de la asociación, basada en las relaciones de fidelidad, utilizando los métodos habituales; pero no es siempre posible el paso inverso que consistiría en incluir las sociaciones dentro de las unidades superiores (asociaciones, alianzas) a las que pertenecen al considerar las especies características y diferenciales.

ALBERTSON se ha ocupado intensamente de la cuestión de clasificar dentro del sistema fitosociológico habitual los pastizales de Alvar de Suecia, tanto en su tesis doctoral acerca del Kinnekulle de Västergötland (1946), como en el estudio fitosociológico de Öland (1950), pequeño pero de gran contenido.

Sus estudios de vegetación se basan en la elección de gran número de pequeñas superficies de 5×5 dm de superficie, lo que permite un inventario muy exacto incluso de las criptógamas. Tienen además la ventaja de ser homogéneas. Por otra parte, con este modo de trabajar quedan sin consideración grandes extensiones de terreno y ello a veces es causa de dificultades en el momento de clasificar las sociaciones dentro de unidades superiores. ALBERTSON utiliza para ello la lista completa de especies de sus tablas y llega a diferenciar varias alianzas.

La alianza del *Bromion erecti* medioeuropeo, en el que incluye los pastizales secos investigados, se divide en tres asociaciones (1946, pág. 256): *Sedetum tortellosum, Festucetum tortellosum* y *Avenetum pratensis.* Las dos asociaciones citadas en último lugar tienen una clara relación con el *Bromion,* tal como afirma acertadamente ALBERTSON; se caracterizan por su riqueza en musgos y líquenes. Sin embargo, el *Sedetum tortellosum,* rico en *Sedum* y criptógamas, debe incluirse sin lugar a dudas en el orden *Sedo-Scleranthetalia.*

En las zonas ricas en especies, ecológicamente complejas, donde las posibilidades de combinación y el número de sociaciones que de ella resultan son enormemente grandes (región mediterránea, montañas medioeuropeas), la distinción de las asociaciones conduce a unidades de vegetación florísticamente bien delimitadas. Si iniciásemos la descripción de las sociaciones veríamos cómo corresponden muchas veces a estadios de desarrollo simplemente casuales o de breve duración, más o menos influidos por el hombre; su reunión en unidades superiores quedaría en gran parte sometida a la arbitrariedad del investigador

debido a no considerar especies características y conduciría muchas veces a agrupaciones florística y ecológicamente desiguales. Estriba en la naturaleza de las cosas que en estas regiones se hayan descrito siempre asociaciones en vez de sociaciones.

Otra es la situación en los países nórdicos pobres en especies que estuvieron sometidos a las glaciaciones y donde las diferencias petrográficas del substrato quedan a menudo enmascaradas debido a la podsolización o a la acumulación de gruesos depósitos de humus, por lo que reina una gran uniformidad florística a través de grandes superficies de vegetación. El reconocimiento de las asociaciones en base a las relaciones de fidelidad tropieza aquí con muchas más dificultades, mientras adquieren mayor relevancia en la delimitación de las comunidades las relaciones de dominancia y distribución apreciables en forma puramente numérica. No es, por tanto, ningún hecho casual que las asociaciones se describieran primero en la Europa media, mientras que las sociaciones lo fuesen en la Europa septentrional. La distinta concepción de las unidades básicas ha venido impuesta a los investigadores por la naturaleza que los rodea. Pero afortunadamente, tal como indica con claridad NORDHAGEN (1936, pág. 4), las sociaciones y asociaciones muchas veces pueden «transferirse a la misma longitud de onda».

En ciertos casos parece que una sola sociación nórdica puede alcanzar el rango de una asociación (por ejemplo, la sociación basófila de *Carex nardina* del norte de Escandinavia); en otros casos hay que reunir una serie de sociaciones para encontrar especies características (NORDHAGEN, 1943, 1955).

KALLIOLA (1939), lo mismo que NORDHAGEN, señala que las sociaciones florísticamente relacionadas pueden reunirse siempre en alianzas en base a las especies características de alianza, y que dichas alianzas se corresponden totalmente con las centroeuropeas, por lo que queda garantizada la clasificación en unidades superiores (alianza, orden, clase).

Sin embargo, parece indicado intentar por lo menos la distinción de asociaciones con ayuda de especies características y diferenciales para llevar a un común denominador toda la estructura del sistema, en cuya construcción está todo el mundo interesado. Si esto no sucediera, la situación sistemática del concepto sociación no quedaría totalmente aclarada, ya que en unos casos puede corresponder a una asociación y en otros a una subdivisión de ella.

Algunos investigadores de criptógamas y especialistas de líquenes diferencian sociaciones según las especies dominantes, porque las asociaciones con base en las relaciones de fidelidad resultarían al parecer demasiado amplias. No consideran por ello el concepto de fidelidad más que en las unidades superiores (alianzas, órdenes), en las que se reúnen las sociaciones (véase OCHSNER, 1942; BARKMAN, 1958, entre otros).

Unidades superiores de vegetación. Al igual que la distinción de las asociaciones se basa predominantemente en el principio de fidelidad, lo mismo sucede en las unidades superiores de vegetación: alianzas, órdenes y clases.

Tal como resalta PAVILLARD, podríamos decir que se abre automáticamente el camino a la clasificación de todas las unidades sociológicas, de modo que la construcción de todo el sistema se fundamenta en el mismo principio. Lo mismo que se habla de especies características de asociación, se habla también de especies diferenciales y características de alianzas, órdenes y clases.

VI. Alianza. La alianza es la unidad inmediatamente superior a la asociación. Reúne a las asociaciones semejantes caracterizadas por especies características de alianza. Estas especies características que no se presentan o lo hacen en baja proporción y vitalidad en las demás alianzas del complejo de comunidades correspondiente y cuyo óptimo ecológico se encuentra en una determinada alianza, se unen a las especies características transgresivas, las cuales, siendo típicas de una determinada asociación de la alianza, pueden presentarse también algunas veces en otras asociaciones de la misma alianza. Las alianzas, lo mismo que las asociaciones, tienen una individualidad ecológica, histórica y geográfica.

Se ha comprobado que las asociaciones reunidas en una alianza poseen también en términos generales una ecología semejante (véase BR.-BL., PALLMANN, BACH, 1954; BR.-BL., 1961). En cambio, las alianzas definidas florísticamente sólo son fisionómicamente homogéneas en parte. Una misma alianza puede reunir comunidades fisionómicamente discordantes. Algunas alianzas son claramente heterogéneas desde el punto de vista de la composición de formas vitales. El *Rhododendro-Vaccinion* incluye poblaciones de arbustos y matas sin árboles y también a bosques claros con alerces, cembros o pino negro.

Las alianzas se distinguen por el sufijo -ion añadido a un nombre genérico.

Caso de que sea necesario, se añadirá todavía al nombre genérico un epíteto específico en genitivo (*Caricion curvulae*). Puede utilizarse como radical el nombre de una de las asociaciones más importantes o en cierto modo características, o bien un nombre compuesto de nuevo (*Nanocyperion, Magnocaricion*); en algunos casos se indica también la forma vital predominante (*Therobrachypodion* de la región mediterránea), o bien puede resultar aconsejable una sugerencia al área geográfica de la alianza (*Potamion eurosibiricum*), aunque se debe ser precavido a este respecto, porque no se puede prejuzgar en un principio la distribución geográfica de las unidades superiores de comunidad (véase también *Nomenclatura,* pág. 115).

La recopilación de la asociaciones en tablas de alianza facilita en gran manera la visión sistemática y hace resaltar especialmente los bloques de especies características y diferenciales (véase tabla 6).

El valor promedio de cobertura que se desprende de la tabla de alianza, está directamente relacionado con el número de inventarios. Lo mejor es expresarlo en porcentaje. Las cifras de presencia (I a X) añadidas al valor de cobertura (véase pág. 37) indican la mayor o menor regularidad con que se presentan las especies.

A medida que ascendemos en el rango sistemático de las comunidades aumenta el número de especies características, lo que facilita la diferenciación de las unidades superiores, que son más amplias. Una población vegetal pobre en especies características no puede incluirse en algunos casos dentro de una asociación determinada; sin embargo, con base en las especies características de alianza o de orden se podrá incluir sin dificultad en una alianza o un orden (figura 67) (véase también KALLIOLA, 1939, pág. 58).

Durante la I.P.E. (Excursión Fitogeográfica Internacional) que se realizó a través de la fitosociológicamente virginal Irlanda quedamos continuamente sorprendidos de la facilidad con que la mayoría de las comunidades podían incluirse en las alianzas ya conocidas del Continente.

VII. Orden. Las alianzas florísticamente próximas (y, por tanto, también ecológicamente) se reúnen en órdenes. Los elementos que establecen la relación son las especies características de orden, que resultan de la comparación de las

Tabla 6. *Tabla abreviada de la alianza del* Vaccinio-Piceion *de los Alpes réticos*

Asociaciones	A	B_a	B_b	C	D	E
Número de inventarios	11	11	12	24	27	12
Especies características de la alianza del *Vaccinio-Piceion* y del orden:	(Véase tabla 7)					
Especies características de la asociación						
A. Piceetum transalpinum						
Luzula nivea	911^{X}	.	.	.	.	.
Isothecium myurum	910^{VII}	.	.	.	.	.
Saxifraga cuneifolia	728^{VII}	.	.	.	.	.
Lonicera nigra	47^{III}	3^{IV}	1^{I}	23^{V}	1^{I}	.
B. Piceetum montanum **Subass. galietosum**						
Galium rotundifolium	.	1068^{X}	.	.	.	.
Aquilegia vulgaris ssp. atrata	.	51^{VI}	3^{IV}	1^{I}	.	.
Circaea alpina	.		.	.	.	.
Catharinea hausknechtii	.	2^{III}	.	.	.	.
Subass. melicetosum						
Galium triflorum	.	.	146^{I}	.	.	.
Epipogium aphyllum	.	×	1^{I}	.	.	.
C. Piceetum subalpinum						
Ptilium crista-castrensis	.	.	.	211^{VI}	67^{II}	83^{II}
Listera cordata	.	.	.	171^{VIII}	.	.
Lycopodium annotinum	.	4^{IV}	44^{III}	121^{VIII}	66^{I}	.
Luzula luzulina	.	51^{IV}	.	108^{VI}	1^{II}	.
Pyrola uniflora	.	4^{VI}	2^{III}	90^{VIII}	.	
Hylocomium loreum	.	.	.	21^{I}	.	.
Mnium spinosum	.	2^{I}	1	3^{II}	.	.
D. Rhododendro-Vaccinietum						
Rhododendron ferrugineum	.	.	.	1^{I}	2788^{X}	149^{V}
Pinus cembra	.	.	1^{I}	1^{II}	1121^{VII}	1^{III}
Linnaea borealis	.	.	2^{III}	564^{VI}	602^{IV}	
Lonicera coerulea	.	1^{I}	.	1^{I}	79^{VIII}	1^{I}
E. Empetro-Vaccinietum						
Empetrum hermaphroditum	.	.	.	.	538^{VIII}	2980^{X}
Hieracium alpinum ssp. halleri	.	.	.	.	1^{I}	232^{V}
Lycopodium alpinum	.	.	.	.	.	43^{II}
Cladonia uncialis	.	.	.	.	.	42^{I}

Las cifras árabes indican el grado de cobertura y las romanas el de presencia (I=en menos del 10%, X=en más del 90% de los inventarios).

El tipo del *Pinus silvestris* tiene en el *Erico-Pinetum* un valor de cobertura de 6833^{X}, en el *Piceetum montanum melicetosum* de 3^{III}; este árbol ubiquista falta en las demás asociaciones.

tablas de comunidad. Normalmente, los órdenes se diferencian por muchas especies características y por ello de ordinario no hay dificultad en determinar a qué orden pertenece cualquier población de vegetación.

Los órdenes se denominan añadiendo el sufijo *-etalia* a la radical del nombre de una de las asociaciones o alianzas más importante pertenecientes a él (*Secalin-etalia, Caric-etalia curvulae*).

Los órdenes tienen una amplitud ecológica bastante considerable y sólo reaccionan frente a variaciones profundas de las condiciones vitales, tales como aumento o descenso de la salinidad del suelo, o su acidificación, variaciones duraderas en el nivel del agua de la capa freática, intromisiones humanas drásticas, variaciones del nivel del mar, etc.



FIG. 67. Población de *Alnus glutinosa* rica en hierbas con *Osmunda regalis:* Orden *Alnetalia glutinosae,* alianza *Alnion glutinosi,* en la Sologne; en primer término, un lindero de *Phragmitetalia* con *Iris pseudocorus.* (Foto P. MAYER y BR.-BL.)

Hasta ahora se han descrito más de 50 órdenes en la Europa media y 35 en Francia meridional. Algunos de estos órdenes coinciden de tal modo con los tipos de vegetación de todos conocidos que al nombre científico perfectamente unívoco puede añadírsele una denominación tomada del lenguaje usual (órdenes de los prados de siega, de las dunas litorales, de los pastizales secos y de los esclerofilos). Incluso una investigación de frecuencias sin intención sociológica puede conducir por ello a resultados de utilidad sociológica. IVERSEN (1954) da un ejemplo drástico de este caso en las zonas nórdicas. Los 1700 pequeños inventarios de una superficie circular de 1/10 m^2 que realizó en el sudeste de Groenlandia se distribuyeron en 11 grupos ecológicos y se compararon con las alianzas y órdenes sociológicos que reconoció NORDHAGEN (1943) en Sikilsdalen (Noruega), los cuales corresponden en gran parte, a su vez, a órdenes y alianzas medioeuropeos, tal como destaca IVERSEN. La comparación demostró una concordancia que ha de resultar sorprendente si pensamos que Groenlandia pertenece a un continente distinto a Sikilsdalen y que el material de IVERSEN com-

parado con el de NORDHAGEN resultaba incompleto y no se había obtenido con un objetivo sociológico. IVERSEN recuerda que sus grupos sociológicos resultan de una consideración prácticamente objetivo-estadística del material inventariado y concluye «que las unidades fitosociológicas superiores en la concepción de BRAUN-BLANQUET y NORDHAGEN son naturales y representan unos grupos muy bien definidos».

Las tablas de orden al estilo de la tabla 7 facilitan en gran manera la visión sistemática y son indispensables para la comprensión y comparación de las unidades superiores de vegetación.

La alianza del *Ononi-Pinion*, que en nuestra tabla situamos en el orden *Vaccinio-Piceetalia*, destaca entre el *Pino-Ericion* y el *Vaccinio-Piceion*. Podría incluirse con los bosques alpinos occidentales de *Pinus* en un orden especial (*Ononi-Pinetalia*).

VIII. Clase. Lor órdenes florísticamente semejantes se reúnen en clases de vegetación. Las especies características de clase tienen generalmente una gran amplitud ecológica, pero no son ubiquistas en ningún caso. Las especies características de los órdenes, alianzas y asociaciones sirven también para caracterizar florísticamente a la clase que los incluye.

El nombre de clase se obtiene añadiendo el sufijo *-etea* al de un género característico. Caso de ser necesario, se empleará también el nombre específico en genitivo (*Salicetea herbaceae;* véase pág. 115).

Las diferentes clases se diferencian considerablemente en su aspecto ecológico. Las clases de organización elevada formadas por comunidades con varios estratos están condicionadas por el clima general, sin embargo, las condiciones edáficas o las influencias humanas son decisivas, junto al clima, para la mayoría de las clases.

Las clases de organización elevada se limitan generalmente a un círculo de vegetación determinado y contribuyen a su caracterización. La mayoría de las clases de vegetación que habitan las aguas se extienden por una gran parte de la Tierra. La delimitación de las clases de vegetación europeas hacia el Oeste y el Norte ya es hoy día practicable, pero las relaciones con la vegetación del este del continente[1] y del Asia (con excepción de Palestina) son aún muy poco claras.

Los Pirineos determinan un importante límite hacia el Suroeste para las clases del círculo hiperbóreo euroalpino. Algunas clases eurosibírico-boreoamericanas se detienen en la frontera del círculo de vegetación mediterráneo o bien la sobrepasan muy poco.

Sin embargo, aparecen por lo menos en parte como enclaves dentro de la región auténticamente mediterránea en islas climáticas (montañas: *Querco-Fagetea, Vaccinio-Piceetea*) o bajo condiciones edáficas especiales (vegetación palustre de agua dulce), lo que indica relaciones histórico-florísticas con las regiones septentrionales vecinas.

---

[1] Con excepción de los Balcanes, cuyas comunidades han sido descritas principalmente por HORVAT y HORVATIĆ.

TABLA 7. *Tabla abreviada del orden*

Alianza	*a)* Pino — Ericion				*b)* Ononi —	
	1	2	3	4	5	6
Asociaciones	*Pino-Caricetum humilis*	*Erico-Pinetum*	*Mugo-Ericetum*	*Mugo-Rhododendretum hirsuti*	*Onobrychi-Pinetum*	*Odontito-Pinetum*
Número de inventarios	22	21	33	22	38	8
Especies características del orden Vaccinio-Piceetalia						
Vaccinium vitis-idaea	1^{I}	834^{V}	1410^{X}	604^{VIII}	.	.
Vaccinium myrtillus	.	1^{II}	19^{V}	469^{VI}	.	.
Pyrola secunda	1^{I}	108^{III}	79^{VI}	243^{VIII}	103^{VII}	.
Rosa pendulina	1^{II}	.	2^{II}	1^{I}	.	.
Hieracium murorum div. ssp.	40^{V}	182^{VI}	1^{I}	2^{III}	95^{VII}	35^{IV}
Carex alba	24^{II}	573^{VI}	.	50^{VI}	.	.
Rubus saxatilis	.	27^{V}	36^{III}	.	.	.
Goodyera repens	.	.	1^{I}	.	1^{I}	.
Vaccinium uliginosum	.	.	198^{II}	959^{X}	.	.
Hieracium vulgatum ssp.... ...	876^{VII}	1^{I}	.	.	.	.
Pinus mugo	1405^{V}	.	3644^{IX}	3478^{X}	.	.
Arctostaphylos uva-ursi var....	.	24^{I}	32^{II}	.	661^{VI}	1658^{VII}
Homogyne alpina	.	.	35^{VIII}	7^{VII}	.	.
Lycopodium selago	.	.	1^{I}	.	.	.
Pyrola minor	.	.	.	.	.	.
Monotropa glabra	.	1^{I}	.	.	.	.
Especies características de la alianza Pino-Ericion						
Erica carnea...	469^{VII}	6655^{X}	6872^{X}	2182^{X}	.	.
Polygala chamaebuxus	53^{IX}	870^{VIII}	328^{VII}	.	180^{V}	342^{VII}
Gymnadenia odoratissima ...	95^{VII}	2^{III}	18^{V}	1^{I}	1^{I}	.
Epipactis atropurpurea	120^{IX}	77^{VIII}	18^{IV}	.	32^{IX}	5^{V}
Pyrola rotundifolia	.	1^{I}	108^{V}	197^{VIII}	.	.
Crepis alpestris f. silvatica ...	48^{IV}	.	18^{IV}	.	.	.
Pinus silvestris ssp. engadinensis	2500^{VI}	.	689^{II}	.	.	.
Coronilla vaginalis	49^{V}	.	13^{II}	.	.	.
Especies características de la alianza Ononido-Pinion						
Ononis rotundifolia	.	.	.	.	575^{IX}	.
Astragalus monspessulanus ...	.	.	.	.	445^{X}	5^{IV}
Odontites viscosa	.	.	.	.	430^{VII}	225^{VII}
Viscum album ssp. laxum ...	.	1^{I}	.	.	122^{V}	33^{IV}
Vicia cracca ssp. gerardi	.	42^{III}	.	.	.	.
Hieracium tomentosum	.	.	.	.	1^{II}	.
Especies características de la alianza Vaccinio-Piceion						
Melampyrum silvaticum	1^{I}	87^{VI}	52^{IV}	25^{III}	.	.
Picea abies	2^{III}	291^{X}	47^{II}	1^{I}	.	.
Calamagrostis villosa	.	24^{I}	17^{II}	46^{II}	.	.
Peltigera aphthosa	.	1^{I}	2^{II}	25^{III}	.	.
Luzula silvatica ssp. sieberi ...	.	.	2^{II}	107^{V}	.	.
Cladonia gracilis var. elongata	.	.	32^{III}	50^{V}	.	.
Corallorhiza trifida	.	.	1^{I}	.	.	.
Lophozia lycopodioides	.	.	1^{I}	.	.	.
Veronica latifolia	.	.	.	.	.	.

Pinion		*c)* Vaccinio — Piceion					
7	8	9	10	11	12	13	14
Ononi-Pinetum	*Astragalo-Pinetum*	*Piceetum transalpinum*	*Piceetum montanum Subass. galietosum*	*Piceetum montanum Subass. melicetosum*	*Piceetum subalpinum*	*Rhododendro-Vaccinietum*	*Empetro-Vaccinietum*
12	9	11	11	12	24	27	12
.	.	551^{VI}	3^{III}	235^{VIII}	1157^{IX}	567^{X}	234^{VIII}
.	.	887^{X}	50^{VI}	83^{II}	2345^{X}	4583^{X}	856^{IX}
3^{II}	1^{I}	96^{VIII}	95^{VIII}	130^{VIII}	130^{VII}	2^{II}	.
.	.	1^{II}	1^{I}	3^{III}	1^{I}	19^{II}	.
45^{IV}	2^{I}	751^{X}	752^{X}	275^{VIII}	215^{IX}	79^{VI}	.
314^{II}	.	.	477^{VI}	670^{VIII}	1^{I}	.	.
1^{I}	.	.	1^{IV}	45^{VI}	3^{III}	1^{I}	.
1^{I}	.	1^{I}	1^{I}	89^{VIII}	75^{II}	.	.
.	.	.	.	.	.	610^{VII}	2667^{X}
2^{I}	.	91^{III}	4^{VI}	1^{II}	.	.	.
.	.	.	.	.	.	2433^{III}	1^{III}
.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	3^{VI}	.	357^{VIII}	714^{IX}	627^{X}
.	.	.	.	.	1^{II}	41^{VI}	3^{VI}
.	.	.	.	.	1^{I}	2^{II}	
.	1^{I}	.	.	1^{I}	1^{I}	.	.
.	.	.	1^{II}	43^{III}	.	1^{I}	.
231^{VI}	.	.	.	3^{IV}	.	.	.
2^{I}	.	.	.	.	.	.	.
129^{VIII}	2^{V}	.	.	.	.	.	.
1^{I}	.	.	.	.	.	.	.
1^{II}	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	1^{I}	.
.	.	.	.	.	.	.	.
128^{VI}	420^{IV}	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.
128^{VI}	3^{III}	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.
188^{II}	56^{III}	595^{X}	1115^{IX}	1940^{IX}	618^{X}	41^{V}	43^{III}
169^{VI}	.	7136^{X}	7773^{X}	6979^{X}	6458^{X}	151^{IV}	.
.	.	55^{VIII}	.	187^{II}	223^{VIII}	687^{IX}	3^{III}
.	.	1^{I}	.	45^{IV}	194^{VIII}	254^{VII}	45^{V}
.	.	5^{I}	1^{I}	.	169^{IV}	125^{VII}	.
.	.	.	.	.	2^{II}	43^{VII}	236^{IX}
.	.	1^{II}	2^{II}	1^{I}	3^{IV}	.	.
.	.	.	.	.	118^{V}	58^{III}	44^{III}
.	.	138^{VI}	184^{VII}	86^{IV}	3^{II}	.	.

Cuadro de las clases de vegetación europeas

a) Clases de la región eurosibírico-boreoamericana [1]

1. Clase *Lemnetea* W. Koch et R. Tüxen, 1954 ap. Oberdorfer, 1957 (comunidades flotantes de lentejas de agua).
2. Clase *Asplenietea rupestris* Br.-Bl., 1934 (comunidades de las grietas de las rocas).
3. Clase *Adiantetea* Br.-Bl., 1947 (comunidades de las de tobas rezumantes).
4. Clase *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl., 1947 (comunidades de pedregales).
5. Clase *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl., 1947 (comunidades de las rocas litorales).
6. Clase *Ammophiletea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 (comunidades de las dunas litorales).
7. Clase *Cakiletea maritimae* (R. Tx. et Prsg., 1950), Br.-Bl. em. 1962 (comunidades halófilas de los cúmulos de residuos orgánicos de las playas).
8. Clase *Secalinetea* Br.-Bl., 1951 (comunidades de los campos de cereales de invierno).
9. Clase *Chenopodietea* Br.-Bl., 1952 em. 1962 (incl. *Artemisietea vulgaris*) (comunidades ruderales y de los huertos).
10. Clase *Onopordetea* Br.-Bl., 1962 (comunidades de los lugares de reposo de los animales).
11. Clase *Epilobietea angustifolii* R. Tx. et Prsg., 1950 (comunidades de los bosques talados).
12. Clase *Bidentetea tripartiti* R. Tx., Lohm., Prsg., 1950 (comunidades de los cienos ricos en nutrientes).
13. Clase *Zoosteretea marinae* Pign., 1953 (comunidades halófilas de praderas sumergidas marinas).
14. Clase *Ruppietea maritimae* J. Tx., 1960 (comunidades de aguas salobres).
15. Clase *Potametea* R. Tx. et Prsg., 1942 (comunidades de plantas acuáticas fijas al fondo y sostenidas por el agua).
16. Clase *Litorelletea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 (comunidades sumergidas de la orilla de lagunas oligotróficas).
17. Clase *Plantaginetea majoris* R. Tx. et Prsg., 1950 (comunidades pisoteadas = Trittgesellschaften).
18. Clase *Isoeto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 (comunidades de juncos enanos).
19. Clase *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 (vegetación fontinal).
20. Clase *Corynephoretea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 em. Tx. (comunidades terofíticas de los arenales).
21. Clase *Asteretea tripolium* (Westh. et Beeft.) Br.-Bl. (comunidades de prados salinos del centro y norte de Europa).
22. Clase *Salicornietea* Br.-Bl. et R. Tx., 1943 (herbazales halófilos).
23. Clase *Juncetea maritimi* Br.-Bl. (prados moderadamente halófilos).
24. Clase *Phragmitetea* Tx. et Prsg., 1942 (carrizales y comunidades de grandes cárices).
25. Clase *Spartinetea* R. Tx., 1961.

---

[1] Las clases de comunidades de elevado grado de organización (22 a 27 y 29 a 42) se limitan siempre al círculo de comunidades eurosibírico-boreoamericano; la mayoría de las de menor grado de organización se presentan también en otros círculos de comunidades.

26. Clase *Sedo-Scleranthetea* BR.-BL., 1955 (comunidades de hierbas suculentas).
27. Clase *Salicetea herbaceae* BR.-BL., 1947 (comunidades de ventisqueros).
28. Clase *Arrhenatheretea* R. TX., 1937 (comunidades de prados de siega y de pastizales jugosos).
29. Clase *Molinio-Juncetea* BR.-BL., 1947 (comunidades de juncales y praderas húmedas).
30. Clase *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* NORDHAGEN, 1936 (comunidades de turbera baja acidófilas nórdico alpinas).
31. Clase *Festuco-Brometea* BR.-BL. et R. TX., 1943 (comunidades de pastizales secos y hemicriptofíticos).
32. Clase *Elyno-Seslerietea* BR.-BL., 1948 (prados naturales neutro-basófilos nórdico-alpinos).
33. Clase *Caricetea curvulae* BR.-BL., 1948 (prados naturales acidófilos nórdico-alpinos).
34. Clase *Calluno-Ulicetea* BR.-BL. et R. TX., 1943 (landas de ericáceas y tojos).
35. Clase *Oxycocco-Sphagnetea* BR.-BL. et R. TX., 1943 (comunidades de turbera alta).
36. Clase *Salicetea purpureae* MOOR, 1958 (saucedas fluviales).
37. Clase *Betulo-Adenostyletea* BR.-BL., 1948 (comunidades megafórbicas y bosquetes exuberantes montanos).
38. Clase *Alnetea glutinosae* BR.-BL. et R. TX., 1943 (alisedas de ribera).
39. Clase *Erico-Pinetea* HORVAT, 1959 (bosques de pino albar con Erica).
40. Clase *Vaccinio-Piceetea* BR.-BL., 1939 (bosques de coníferas de suelos ácidos y comunidades de arbustos enanos).
41. Clase *Quercetea robori-petraeae* BR.-BL. et R. TX., 1943 (bosques caducifolios de suelo ácido).
42. Clase *Querco-Fagetea* BR.-BL. et VLIEGER, 1937 (bosques caducifolios de suelos ricos en nutrientes).

b) CLASES EXCLUSIVAMENTE MEDITERRÁNEAS [1]

1. Clase *Crithmo-Staticetea* BR.-BL., 1947 (comunidades de las rocas litorales).
2. Clase *Tuberarietea guttati* BR.-BL., 1962 (pastizales enanos terofíticos de los suelos ácidos).
3. Clase *Juncetea maritimae* BR.-BL., 1951 (praderas halofilas mediterráneas).
4. Clase *Thero-Brachypodietea* BR.-BL., 1947 (pastizales calcícolas y secos).
5. Clase *Ononido-Rosmarinetea* BR.-BL., 1947 (garrigas de romero y Ononis).
6. Clase *Nerio-Tamaricetea* BR.-BL. et BOLÒS, 1957 (comunidades arbustivas de adelfa y tamarices).
7. Clase *Pegano-Salsoletea* BR.-BL. et BOLÒS, 1957 (estepas de matas nitrófilas).
8. Clase *Cisto-Lavanduletea* BR.-BL., 1940 (matorrales de jaras y cantuesos).
9. Clase *Quercetea ilicis* BR.-BL., 1947 (comunidades de esclerofilos).
10. Clase *Populetea albae* BR.-BL., 1962 (bosque de ribera con álamo blanco).

La clase *Quercetea pubescenti* JAKUCS (1961) aún no está totalmente aclarada, y menos aún la clase *Trifolio-Geranietea sanguinei* TH. MÜLLER (1962). Se trata de una reunión de comunidades de lindero de bosque en el sentido de MOOR (1958). Está estrechamente relacionada por una parte con las comunida-

[1] En este grupo *b)* se repiten dos clases: *Crithmo-Limonietea* (=*Crithmo-Staticetea*) y *Juncetea maritimi*, ya enumeradas en el grupo *a)*. (*Nota del revisor.*)

des de bosques planifolios (especialmente *Querco-Fagetea*) y, por otra, con las de pastizales (*Festuco-Brometea*). Además, el *Geranio-Trifolietum alpestris* se sale totalmente del marco de la clase y debe incluirse en los *Calluno-Ulicetea*.

Resulta dudoso si debe mantenerse la clase *Nardo-Callunetea* (PRSG., 1949) junto a la clase *Calluno-Ulicetea* (y el orden *Nardetalia* BR.-BL., PINTO, ROZEIRA, 1952).

Parece también insuficiente la independencia de la clase mediterránea *Brachypodio-Chrysopogonetea* propuesta por HORVATIĆ (1957). De las 13 especies características de clase, 11 se presentan también abundantemente en los *Therobrachypodietea* del sur de Francia. Sin embargo, debe mantenerse el orden de los *Scorzonero-Chrysopogonetalia*.

Actualmente puede ya realizarse una ordenación más detallada de las comunidades, hasta las alianzas, en la vegetación europea de montaña, si se excluye la del extremo meridional.

Sinopsis de las unidades superiores (clases, órdenes y alianzas) del círculo de vegetación hiperbóreo-euroalpino desde la península Ibérica hasta los Balcanes

1. Clase: *Asplenietea rupestris* (H. MEYER y BR.-BL., 1934)

Comunidades de grietas de rocas y muros, que están extendidas especialmente en las montañas meridionales y alcanzan hasta el límite climático de las nieves persistentes).

Ordenes	*Potentilletalia caulescentis* (BR.-BL., 1962)	Alianzas	*Saxifragion mediae* (BR.-BL., 1948) (Pirineos). *Micromerion croaticae* (HORV., 1931) (península Balcánica). *Caricion brachystachidis* (HORV., 1962) (península Balcánica). *Potentillion caulescentis* (BR.-BL., 1926) (Alpes, Tatra, Jura, Macizo Central Francés, etc.). *Ramondion nathaliae* (HORV., 1935) (península Balcánica).
	Androsacetalia vandellii (BR.-BL., 1926)	Alianzas	*Androsacion vandellii* (BR.-BL., 1926) (Alpes, Pirineos, Macizo Central Francés, península Balcánica). *Saxifragion lingulatae* (RIOUX et QUÉZEL, 1949) (Alpes marítimos). *Silenion lärchenfeldianae* (HORV. PAWL. apud HORV., 1949) (Balcanes).
	Parietarietalia diffusae mss.	Alianza	*Linario-Parietarion diffusae* mss (Pirineos).

2. Clase: *Adiantetea* (BR.-BL., 1947)

Vegetación que recubre tobas rezumantes; musgos y cianofíceas frecuentes como precipitadores de carbonato cálcico.

Orden	*Adiantetalia* (BR.-BL., 1931)	Alianza	*Adiantion* (BR.-BL., 1931) (Alpes, Pirineos, Causses, etc.).

3. Clase: *Thlaspietea rotundifolii* (Br.-Bl., 1948)

Comunidades de pedregales, de ladera y del borde de los ríos, suelos frecuentemente movedizos y pobres en vegetación.

Ordenes	*Thlaspietalia rotundifolii* (Br.-Bl., 1926)	Alianzas	*Iberidion spathulatae* (Br.-Bl., 1958) (Pirineos). *Thlaspion rotundifolii* (Br.-Bl., 1926) (Alpes, Jura, península Balcánica). *Stipion calamagrostidis* (Jenny-Lips, 1930) (Alpes, Jura, Macizo Central Francés, Pirineos).
	Androsacetalia alpinae (Br.-Bl., 1926)	Alianzas	*Senecion leucophylli* (Br.-Bl., 1948) (Pirineos, Alpes). *Androsacion alpinae* (Br.-Bl., 1926) (Alpes, Pirineos, Tatra).
	Myricarietalia (Br.-Bl., 1931)	Alianza	*Epilobion fleischeri* (Br.-Bl., 1931) (Alpes).

4. Clase: *Chenopodietea* (Br.-Bl., 1951)

Vegetación nitrófila de lugares de reposo de animales salvajes y ganado en el borde inferior del piso alpino.

Orden	*Chenopodietalia* (Br.-Bl., 1931) (1936)	Alianza	*Chenopodion subalpinum* (Br.-Bl., 1947) (Alpes, Pirineos, península Balcánica).

5. Clase: *Onopordetea acanthii* (Br.-Bl., 1964)

Orden	*Onopordetalia* (Br.-Bl. et Tx., 1943)		*Onopordion acanthii* (Br.-Bl., 1926) (lugares de reposo de animales en los valles cálidos y secos).

6. Clase: *Littorelletea* (Br.-Bl. et Tx., 1943)

Orden	*Littorelletalia* (W. Koch, 1926)	Alianza	*Littorellion* (W. Koch, 1926) (Alpes, Pirineos, montañas medias).

7. Clase: *Montio-Cardaminetea* (Br.-Bl. et Tx., 1943)

Comunidades fontinales de altitudes medias y elevadas; aparecen junto a aguas muy movidas, ricas o pobres en cal.

Orden	*Montio-Cardaminetalia* (Pawlowski, 1928)	Alianza	*Cardamino - Montion* (Br. - Bl., 1925) (montañas altas y medias). *Cratoneurion commutati* (W. Koch, 1928) (montañas medias y altas). *Endocarpion* (Br.-Bl., 1948) (Alpes).

8. Clase: *Salicetea herbaceae* (BR.-BL., 1947)

Comunidades de ventisqueros del piso alpino superior que se hallan de 8 a 10 meses cubiertas por la nieve; constitutidas principalmente por musgos, hepáticas, hemicriptófitos y caméfitos reptantes.

Ordenes	*Arabidetalia coeruleae* (RÜBEL, 1933)	Alianzas	*Arabidion coeruleae* (BR.-BL., 1926) (Alpes, Cárpatos, Pirineos). *Salicion retusae* (HORVAT, 1949) (península Balcánica).
	Salicetalia herbaceae (BR.-BL., 1926)	Alianza	*Salicion herbaceae* (BR.-BL., 1921 n.n. 1926) (Alpes, Cárpatos, Pirineos, península Balcánica).

9. Clase: *Arrhenatheretea* (BR.-BL., 1947)

Prados jugosos abonados, que algunas veces ascienden hasta el borde inferior del piso alpino.

Orden	*Arrhenatheretalia* (PAWLOWSKI, 1928)	Alianzas	*Triseto - Polygonion bistortae* (BR. - BL., 1947) (Alpes, Pirineos, Cárpatos, montañas medias). *Pančičion* (LAKUŠ mss.) (península Balcánica).

10. Clase: *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* (NORDHAGEN, 1936)

Comunidades de turbera baja sobre suelos ricos y pobres en cal permanentemente inundados.

Ordenes	*Caricetalia fuscae* (KOCH, 1926)	Alianzas	*Caricion fuscae* (W. KOCH, 1926) (Alpes, Pirineos, Cárpatos, montañas medias, península Balcánica). *Caricion bicoloris-atrofuscae* (NORDHAGEN, 1936) (Alpes).
	Caricetalia davallianae (BR.-BL., 1949)	Alianza	*Caricion davallianae* (KLIKA, 1934) (Alpes, Pirineos, Cárpatos, península Balcánica, montañas medias).

11. Clase: *Festuco-Brometea* (BR.-BL. et TX., 1943).

Orden	*Festucetalia vallesiacae* (BR.-BL. et TX., 1943)	Alianza	*Stipo-Poion carniolicae* (BR.-BL., [1949] 1961) (Alpes).

12. Clase: *Elyno-Seslerietea* (Br.-Bl., 1948)

Pastizales secos alpinos y subalpinos sobre suelos húmicos carbonatados ricos en cal y también frecuentemente en nutrientes.

Ordenes	*Seslerietalia coeruleae* (Br.-Bl., 1926)	Alianzas	*Festucion scopariae* (Br.-Bl., 1948) (Pirineos). *Seslerion coeruleae* (Br.-Bl. [1925], 1926) (Alpes, Jura, Causses). *Seslerion bielzii* (Pawlowski, 1935) (Cárpatos). *Caricion ferrugineae* (Br.-Bl., 1931) (Alpes, Jura). *Primulion intricatae* (Br.-Bl., 1948) (Pirineos). *Oxytropi-Elynion* (Br.-Bl., 1948) (Alpes, Pirineos).
	Seslerietalia tenuifoliae (Horv., 1930)	Alianzas	*Seslerion tenuifoliae* (Horv., 1930) (península Balcánica). *Festucion pungentis* (Horv., 1930) (península Balcánica).
	Onobrychi-Seslerietalia (Horv., 1949)	Alianzas	*Onobrychi-Festucion* (Horv., 1960). (*-Seslerion nitidae*, Horv., 1936) (península Balcánica). *Edraeantho-Seslerion* (Horv., 1949) (península Balcánica).

13. Clase: *Caricetea curvulae* (Br.-Bl., 1948)

Comunidades de pastizales secos alpinos y subalpinos sobre suelos ricos en humus, pero pobres en nutrientes, generalmente muy ácidos (suelos húmicos silicatados); con frecuencia constituyen la climax por encima del límite superior del borque.

Orden	*Caricetalia curvulae* (Br.-Bl., 1926)	Alianzas	*Caricion curvulae* (Br.-Bl., 1925) (Alpes). Subalianza *Juncion trifidi* (Nordhagen, 1936) (Cárpatos). *Festucion variae* (Br.-Bl., 1925) (Alpes). *Nardion* (Br.-Bl., 1926) (Alpes, Pirineos, montañas medias, península Balcánica). *Festucion eskiae* (Br.-Bl., 1948) (Pirineos, Auvernia). *Festucion supinae* (Br.-Bl., 1948) (Pirineos). *Seslerion comosae* (Horv., 1935) (península Balcánica). *Poion violaceae* (Horv., 1937) (península Balcánica).

14. Clase: *Betulo-Adenostyletea* (BR.-BL., 1948)

Comunidades megafórbicas exuberantes sobre suelos bien húmedos, ricos en nutrientes, pero no abonados; en parte con estrato arbustivo o arbóreo abierto y en parte sin ellos.

Orden	*Adenostyletalia* (BR.-BL., 1931)	Alianzas	*Adenostylion alliariae* (BR.-BL., 1925) (Alpes, montañas medias, Pirineos). *Calamagrostion villosae* (LUQUET, 1928) (PAWL., 1928) Tatra, Cárpatos, península Balcánica). *Salicion pentandrae* (BR.-BL., 1949) (Alpes, Pirineos). *Cirsion appendiculati* (HORV., PAWL. et WALAS, 1937) (península Balcánica). *Geion coccinei* (HORV., 1949) (península Balcánica).

15. Clase: *Vaccinio-Piceetea* (BR.-BL., 1939)

Comunidades de bosques de coníferas, de arbustos o de matas, ricas en Ericáceas; predominantemente en lugares montañosos sobre suelos ricos en humus.

Orden	*Vaccinio-Piceetalia* (BR.-BL., 1939)	Alianzas	*Loiseleurio - Vaccinion* (BR.-BL., 1926) (Alpes, Pirineos). *Juniperion nanae* (BR.-BL., 1939) (Alpes, Pirineos, Jura, Auvernia, altas montañas ibéricas). *Pinion mugi* (PAWLOWSKI, 1928) (península Balcánica, Tatra, Cárpatos). *Vaccinio-Piceion* (BR.-BL. [1938], 1939). Subalianza *Abieti - Piceion* (BR. - BL., 1939). Subalianza *Rhododendro - Vaccinion* (BR.-BL., 1939) (Alpes, Cárpatos, Jura, península Balcánica, montañas medias, Pirineos, Auvernia). *Abieti - Calamagrostion* (HORV., 1956) (península Balcánica). *Bruckenthalion* (HORV., 1949) (península Balcánica).

Reino de comunidades (grupo de clases). El grupo de clases es la última unidad de vegetación con base en las analogías florístico-sociológicas. Reúne clases cuyas relaciones de afinidad florística vienen determinadas más por especies vicarias, coincidencia de unidades sistemáticas superiores, géneros y familias que por la comunidad de especies. Como ejemplos pueden citarse las estepas arbustivas de acacias del Africa subtropical al norte y sur del Ecuador (véase página 476), la vegetación de tundra de Escandinavia, Siberia y Canadá septentrionales y Groenlandia; las clases de los bosques de coníferas del hemisferio Norte; incluso, por una parte, los bosques planifolios de hoja caduca de Europa occidental y, por otra, los bosques japoneses de *Fagus crenata* descritos por TATEWAKI (1958) que representan los dos extremos de una zona de comunidades de caducifolios interrumpida por grandes hiatos. Estos reinos de comunidades

deberían corresponder a los reinos de vegetación, como ya ha indicado SCHMITHÜSEN (1961).

Su concepción aún no es del todo satisfactoria; la forma más fácil de llegar a concretarlo sería a través de las clases de vegetación vicarias que muestran también semejanzas ecológico-sociológicas.

La sistemática de las comunidades puramente de criptógamas aún no ha alcanzado el punto necesario para que pueda darse una visión de conjunto, a pesar de los esfuerzos que se han realizado (HADAČ, 1944; MATTICK, 1951; OCHSNER, 1952; KLEMENT, 1955; PHILIPPI, 1956; VON HÜBSCHMANN, 1957; BARKMAN, 1958; HÖFLER, 1959; ROGER MOLINIER, 1960).

II. Formas vitales y su sistemática (sinfisionomía)

Naturalmente, la descripción de la vegetación puede realizarse también prescindiendo de todos los criterios relacionados con la sistemática de los táxones, para ello hay que basarse en las adaptaciones externas y en los tipos de adaptación que se manifiestan en las formas vitales o de crecimiento.

Formas de crecimiento. Formas vitales y de crecimiento son conceptos casi idénticos. Pero mientras las formas vitales agrupan los individuos en tipos fáciles de delimitar que pueden incluir a todo el mundo vegetal, las formas de crecimiento pueden diferenciarse y agruparse según los criterios más diversos (véase E. SCHMID, 1957).

Sistemas de formas de crecimiento. Los conceptos comunes de árbol, arbusto y hierba indican ya formas vitales o de crecimiento. Los primeros ensayos para su concepción científica se encuentran ya en la «Fisionomía de los vegetales» de ALEXANDER VON HUMBOLDT (1806), en la que diferencia 16 «formas principales». Aunque su concepción sea puramente fisionómica, algunas de estas «formas vegetales», como las de cactus, de banano, de casuarina y de laurel, son también ecológicamente significativas.

GRISEBACH (1872), con base en las ideas de HUMBOLDT, intentó demostrar la dependencia climática de las formas vegetales. Su distribución de los vegetales en 54 «formas de vegetación» distintas se quedó, sin embargo, en lo puramente externo, esto es, en la forma de la hoja y se perdió en un simple esquematismo.

La división de KERNER en formas fundamentales ha tenido mayor aceptación. KERNER (1863) repartía la complejidad de las formas vegetales en once «formas fundamentales» de base morfológica. Insistía en la necesidad de establecer estas unidades básicas sin atender a la sistemática de las plantas. «La fisionomía vegetal y la sistemática siguen caminos muy diversos» (pág. 281). Distingue:

1 árboles, 2 arbustos, 3 hierbas, 4 plantas entretejidas, 5 plantas foliáceas, 6 plantas trepadoras, 7 plantas filamentosas, 8 cañas, 9 plantas escaposas, 10 plantas gelatinosas, 11 plantas crustáceas.

DRUDE (1897) se ocupa intensamente de las formas de crecimiento de las plantas. Sin embargo, su sistematización le parece innecesaria (l. c., 1897, página 202).

La clasificación tipológica de las formas de crecimiento se ve complicada porque es prácticamente imposible llegar a un acuerdo en la valoración de los caracteres.

La consideración de las múltiples formas de crecimiento del cuerpo vegetal, juntamente con las del sistema de vástagos y raíces es imprescindible para un conocimiento profundo de la estructura de la vegetación. Su investigación ha dado resultados apreciables (véase H. HARTMANN, 1957), aunque falta una ordenación generalmente aceptada de los tipos morfológicos de crecimiento. En lo que concierne a las comunidades de epífitos, sabemos por BARKMAN (1957) que entre los siete sistemas de formas de crecimiento propuestos entre 1910 y 1958 para los musgos epífitos y los nueve sistemas de líquenes epífitos no existen dos que coincidan.

SCHMITHÜSEN (1961) da una sinopsis de las principales formas de crecimiento basada en una visión geográfica de la vegetación; sus formas podrían ordenarse dentro de los grupos principales de formas vitales de RAUNKIAER. Se establecen 30 clases de formas de crecimiento.

Formas vitales y sistemas de las mismas. Se entiende por forma vital a la forma de desarrollo que manifiesta adaptaciones ecológicas acusadas (reducida a una forma simplificada).

Se diferencia principalmente de la forma de crecimiento en que las adaptaciones se refieren a estructura y modo de crecimiento, mientras que la forma de crecimiento se entiende como un concepto puramente morfológico (SCHARFETTER, 1953).

Las formas vitales reflejan la ecología de la planta, y dentro del plan estructural preexistente, su adaptación al ambiente. Las adaptaciones están en parte genéticamente fijadas y en parte son modificaciones al hábitat que se forman a través de la influencia conjunta de clima, suelo y vida en comunidad. Hasta ahora se han estudiado principalmente las formas vitales de las plantas superiores. Para su tipificación se han utilizado con preferencia los vástagos aéreos con sus adaptaciones, así como la duración de su vida.

A la multiplicidad de las condiciones vitales en una comunidad vegetal corresponden también en las variadas formas vitales que se integran en la comunidad. Mientras con frecuencia las comunidades vegetales unistratificadas sometidas a condiciones externas extremas (comunidades de ventisqueros, prados litorales, comunidades liquénicas de las rocas, etc.) permiten la vida de una sola forma o grupo de formas vitales, las comunidades de elevado grado de organización y de estructura complicada, como los bosques, reúnen siempre muchos grupos de formas vitales.

Sistema de formas vitales de Warming. Fue sobre todo WARMING quien a finales del siglo pasado activó el problema de las formas vitales.

En su primera publicación en 1884 señala que el sistema de formas vitales debe basarse en primer lugar en los caracteres de mayor importancia biológica; igual que KERNER rechaza para estos fines los caracteres puramente morfológico-sistemáticos.

WARMING distingue los siguientes grupos principales de formas vitales:

I. Plantas hapaxantas (monocárpicas).
II. Plantas polacantas (perennes o policárpicas).

A. Plantas con poca o ninguna capacidad de locomoción.
   1. Multiplicándose sólo por semillas; la raíz primaria o el tubérculo caulinar persiste largo tiempo.
   2. Raíz primaria poco duradera (de uno a tres años); posibilidad de reproducción vegetativa.

B. Plantas con capacidad de locomoción grande o frecuentemente muy grande.
   1. Plantas que corren por la superficie del suelo (con varios subgrupos).
   2. Plantas que se mueven por el interior de la tierra (con muchos subgrupos).
   3. Plantas acuáticas flotantes (Fig. 68).

Las plantas formadoras de estolones que tienen ya un papel importante en el sistema anterior fueron estudiadas muy intensamente desde el punto de vista morfológico por WARMING en su tratado «Om Jordudlöbare» de 1918.

El sistema de formas vitales de WARMING tiene una base ecológica. El autor tenía como idea explicar ecológicamente las formas vitales morfológicamente diferenciables, sin que olvidase las dificultades casi insuperables que se oponen a la ordenación de la masa de formas de desarrollo individuales. Para la clasificación en tipos utiliza sobre todo la duración de la vida, formación de raíces, capacidad de multiplicación vegetativa, estructura del vástago y la sucesión de ramas, formas de invernar, regeneración y multiplicación, etc.

A pesar de que WARMING continuó con los intentos de perfeccionar el sistema, ha tenido poca aceptación.

Clasificación de formas vitales según Du Rietz e Iversen. A DU RIETZ (1931) le debemos una revisión de los sistemas de formas vitales propuestos hasta 1931. Añadía además una discusión de las clasificaciones en base a su amplia experiencia.

DU RIETZ distingue seis modos distintos de considerar las formas vitales:

1. Formas básicas, que se basan en el aspecto general de la planta en el punto óptimo del período de vegetación anual.

2. Formas de crecimiento en el sentido de WARMING, basadas fundamentalmente en la formación del vástago.

3. Formas vitales, basadas en la *periodicidad* vegetativa, esto es, en las diferencias fisionómicas que se dan en las distintas estaciones.

4. Formas vitales según la altura de las yemas. En el sentido de RAUNKIAER, basadas en la altura de las yemas persistentes más elevadas durante la estación desfavorable.

5. Formas vitales según el tipo de yemas, basadas en el tipo y estructura de las yemas de supervivencia.

6. Formas vitales según las hojas, según forma, tamaño, duración, aspecto, etcétera, de los nomofilos.

Iversen (1936) trata profundamente de los tipos biológicos de las plantas (formas vitales) como ayuda a la investigación de la vegetación. Da una clasificación de los hidrótipos; los cuatro tipos principales se refieren a las adaptaciones al agua como medio fluido, mientras que los subtipos se basan en primer lugar en las condiciones de hidratura.



Fig. 68. *Limnanthemum nymphaeoides* y *Nymphaea alba*, pioneros de la vegetación en el delta del Danubio. (Foto Zitti.)

Iversen distingue:

1. Terrífitos (plantas terrestres sin tejidos de aireación) con cinco subtipos: Xerófitos temporarios, euxerófitos, hemixerófitos, mesófitos, higrófitos.
2. Telmatófitos, cuyos vástagos asimiladores poseen tejidos de aireación.
3. Anfífitos, con formas acuáticas y terrestres (por ejemplo, *Littorella*, *Scirpus lacustris*).
4. Limnófitos, plantas acuáticas con tres subgrupos: vegetales con hojas flotantes (Fig. 68), plantas con el vástago inserto en el fondo, plantas con vástago acuático.

Naturalmente, cada uno de los grandes grupos puede aún subdividirse más.

Las múltiples manifestaciones de adaptación y su significado ecológico no quedan, sin embargo, agotadas con esto. Queda la posibilidad de utilizar una serie de sistemas de formas vitales más o menos paralelos que no pueden unirse, pero que tampoco se excluyen mutuamente y que en determinadas circunstancias pueden utilizarse simultáneamente, tal como indica Lebrun (1947, pág. 400).

Scharfetter (1953), Andreánszky (1954), Serebrjakow (1962) han aportado consideraciones dignas de ser tenidas en cuenta respecto al origen, formación y desarrollo de las formas vitales.

El último de los autores citados se ocupa ampliamente de las condiciones de las raíces.

Sistema de formas vitales de Raunkiaer. El sistema de formas vitales de RAUNKIAER surgió de las ideas de WARMING, y si se usa actualmente de modo general en los trabajos fitosociológicos se debe a su sencillez de aplicación y a la claridad de la ordenación.

Al tratarse del único sistema aplicable en todas partes lo expondremos algo más a fondo.

El sistema de RAUNKIAER, basado en profundos estudios biomorfológicos, se distingue por su sencillez, claridad y estructura cerrada. El principio de clasificación es sencillo. Desde un principio se desiste de ordenar la enorme abundancia de formas según los distintos puntos de vista ecológicamente importantes. RAUNKIAER elige como principio de clasificación una sola adaptación, pero muy importante; se trata de la adaptación de la planta a la estación del año desfavorable. Así adquiere el sistema una homogeneidad completa. En primer lugar se agrupan las plantas con adaptaciones semejantes en cinco tipos principales (clases de formas vitales). Dentro de cada clase se diferencian una serie de subtipos o grupos de formas vitales.

La situación y protección de los órganos persistentes, yemas o brotes durante la estación desfavorable, el invierno frío o el verano cálido y seco [1], son determinantes de la inclusión de las plantas en una determinada clase. RAUNKIAER (1905) diferenció con esta base: fanerófitos, caméfitos, hemicriptófitos, criptófitos y terófitos. No tomaba en consideración las criptógamas.

Más tarde (1918), RAUNKIAER elevó el número de las clases de formas vitales, al separar las plantas de tallo suculento, los epífitos, helófitos y los hidrófitos. Muchos autores aportaron modificaciones a la concepción y denominación de algunos tipos. FELDMANN (1938) ha intentado también incluir las complejas algas marinas en el sistema de RAUNKIAER.

No cabe duda de que el sistema de formas vitales de RAUNKIAER resulta algo incompleto, incluso en la forma en que lo damos más adelante; sin embargo, y tal como indica su autor, debe considerarse como «système d'attente», que por el momento no puede ser superado por otro. Las investigaciones de LEBRUN (1947), cuyo estudio de las formas vitales en los trópicos es muy interesante, muestran que este sistema es igualmente válido con pequeñas variaciones para las zonas tropicales que para las templado-frías.

Basándonos en RAUNKIAER, distinguimos las siguientes clases de formas vitales.

I. Planctófitos (fitoplancton) (plantas microscópicas que viven en suspensión)

a) Aeroplanctófitos, plancton del aire.
b) Hidroplanctófitos, plancton acuático.
c) Crioplanctófitos, protistos que viven en el hielo y la nieve (*Sphaerella nivalis, Scotiella nivalis, S. antarctica, S. cryophila,* etc.) y producen la nieve roja, *Ankistrodesmus nivalis, A. tatrae, Stichococcus nivalis* (nieve verde), etc. (véase, sobre todo, R. CHODAT, 1896, y HUBER-PESTALOZZI, 1925).

---

[1] En realidad el tiempo de vegetación desfavorable no está siempre determinado exclusivamente por el clima. La desecación de pantanos tropicales, el descenso del nivel del agua de las orillas de los lagos y los ríos son períodos desfavorables para los hidrófitos, que reaccionan con distintas adaptaciones (V. LEBRUN, 1947, pág. 401).

Cada una de estas subclases puede aún subdividirse más. En el hidroplancton puede diferenciarse, entre otros, un grupo marino, otro salobre y otro límnico, integrados por especies muy diferentes.

II. Edafófitos (fitoédafon) (flora microscópica del suelo)

a) Aerobiontes. Flora del suelo que requiere oxígeno (bacterios, algas y hongos).
b) Anaerobiontes. Flora del suelo que vive en ausencia de oxígeno.

III. Endófitos

a) Endolitófitos. Líquenes, algas y hongos *(Pharcidia lichenum)* que disuelven la cal y penetran en las rocas.

b) Endoxilófitos. Parásitos que viven en el interior de vegetales.

c) Endozoófitos. Protistos que viven en el cuerpo del hombre y de animales: frecuentemente patógenos.

Estos tres grupos de formas vitales, que comprenden solamente a criptógamas, se han estudiado poco y por ello deben aún completarse. Por el contrario, existen numerosos trabajos que aportan información acerca de las clases siguientes.

IV. Terófitos (anuales)

Los terófitos son vegetales que desarrollan su ciclo vital desde la germinación hasta la maduración del fruto dentro de un solo período de vegetación y cuyas semillas o esporas sobreviven a la estación desfavorable protegidas por el substrato. Los terófitos deben su amplia distribución, incluso en los países más cálidos y secos de la Tierra, hostiles a la vegetación, a la causa anteriormente citada y a su gran facilidad de diseminación.

Pueden distinguirse varias subclases:

1. Taloterófitos. Mixomicetes y mohos con nutrición heterótrofa; también las algas anuales de superficie.

FELDMANN (1937) divide a los taloterófitos marinos en:

a) Efemerofíceas, en las que se suceden anualmente varias generaciones y que se encuentran en todo momento en estado de fructificación (*Polysiphonia subulata, Ceramium robustum,* etc.).

b) Eclipsiofíceas, que sólo se presentan en una determinada época y persisten el resto del año en una forma microscópica morfológicamente distinta (*Phyllaria reniformis, Sporochnus pedunculatus,* etc.).

c) Hipnofíceas, semejantes a la forma anterior, pero que pasan la estación desfavorable bajo una forma de reposo (como esporas, huevo, protonema, etc.) (*Spongomorpha lanosa, Porphyra,* etc.).

2. Micoterófitos. Hongos de vida corta (*Coprinus, Bolbitius* spec.).

3. Brioterófitos. Musgos y hepáticas anuales (*Riccia, Phascum, Ephemerum, Physcomitrium,* etc.).

4. Pteridoterófitos. Criptógamas vasculares anuales con reposo estival (*Gymnogramme, Selaginella* spec.).

5. Euterófitos. Fanerógamas anuales.

a) Terófitos reptantes (*Tribulus terrestris, Portulaca* spec., *Euphorbia prostrata, E. peplis,* etc.).

b) Terófitos trepadores (*Vicia, Lathyrus, Convolvulus,* etc.).

c) Terófitos erectos (la forma más frecuente) (*Chenopodium album*).

d) Terófitos rosulados (con una roseta basal o formando fascículos; especies de *Cyperus, Setaria, Fimbristylis, Eragrostis,* etc.).

e) Nanoterófitos (*Erophila verna, Clypeola* spec., *Euphrasia minima*).

Las plantas bienales que forman una roseta de hojas en el primer año y en el segundo vástagos florales, por ejemplo, *Corynephorus canescens,* deben situarse como un subgrupo en la clase de los hemicriptófitos.

SISSINGH (1950) distingue plantas anuales de verano que viven en los cultivos estivales, anuales de todo el año y anuales de invierno que viven en los campos de plantas invernales.

Los desiertos y zonas esteparias de las regiones cálidas, donde la competencia de las plantas perennes es muy limitada, son especialmente favorables para el desarrollo de los euterófitos. En las zonas templadas y frías se limitan principalmente a los cultivos, en los que el hombre ha creado condiciones esteparias artificiales, y a las comunidades, como el *Sedo-Scleranthion,* de suelos poco profundos, así como a suelos abiertos y húmedos.

V. Hidrófitos

Se consideran hidrófitos todas aquellas plantas acuáticas que no se encuentran incluidas en el plancton y cuyos órganos de supervivencia durante la estación desfavorable permanecen por debajo del nivel del agua. Subgrupos:

a) Flotantes en agua (*Hydrophyta natantia*) [1].

Flotantes libremente, como *Lemna, Ceratophyllum, Utricularia, Riccia,* algas foliáceas, algas filamentosas (*Spirogyra,* etc.).

b) Hidrófitos adnatos (*Hydrophyta adnata, Hidrohaptófitos*).

Adheridos al substrato dentro del agua (algas adnatas, musgos [*Rhynchostegium rusciforme, Fontinalis,* etc.], hepáticas, hongos) o incluidos en el substrato (*Hidroendohaptófitos*).

FELDMANN (1937) agrupa las algas superiores en fanerofíceas, camefíceas, hemifanerofíceas y hemicriptofíceas.

La diferencia se basa en primer lugar en que perdure la totalidad o una parte del alga y en segundo lugar en que la parte perenne sea erecta o esté aplicada al substrato.

c) Hidrófitos radicantes (*Hydrophyta radicantia, Hydrorrizófitos*).

Plantas acuáticas enraizadas (*Potamogeton, Zostera, Posidonia, Nymphaea, Hippuris, Podostemonáceas,* etc.). Según KOCH este subgrupo incluye: hidrogeófitos (*Potamogeton lucens, Zostera,* etc.), e hidrohemicriptófitos (*Lobelia dortmanna, Isoëtes,* etcétera) [2].

VI. Geófitos

Los órganos duraderos de los geófitos (yemas, micelio, etc.) quedan incluidos en el substrato y están así poco expuestos a las influencias de la estación desfavorable. Se puede distinguir:

---

[1] Hidroterófitos de aguas dulces son, entre otros, los *Potamogeton* del grupo *Pusillus* y *Najas*.

[2] LUTHER (1949) denomina «pleustófitos» a las plantas en suspensión y flotantes más o menos dependientes de la orilla.

1. Hongos geófitos (*Geophyta mycetosa*). Persiste el micelio en el substrato; nutrición heterótrofa.

a) Hongos hipogeos con los esporocarpos subterráneos (*Tuber*, etc.).
b) Macromicetes aéreos. Con esporocarpo aéreo.

2. Parásitos de raíces (*Geophyta parasitica*). Vástagos persistentes subterráneos y unidos a la planta hospedadora (raflesiáceas, orobancáceas, *Cytinus hypocistis*, etc.).

3. Eugeófitos. Se dividen en varios subgrupos (Fig. 69):

a) Geófitos bulbosos (*Geophyta bulbosa*).

Los geófitos bulbosos poseen órganos subterráneos de reserva, tales como tubérculos radicales (en orquídeas y algunas Liliáceas), tubérculos caulinares (en *Eranthis, Corydalis, Bunium, Cyclamen*) o bulbos (en muchas liliáceas, amarilidáceas, iridáceas, etc.). Al iniciarse la estación favorable aparecen los vástagos con hojas y flores. Una vez ha acabado la floración empiezan a marchitarse las partes aéreas del vegetal y se secan. La planta se retrae de nuevo por debajo de la superficie donde pasa el período desfavorable, normalmente la estación seca y cálida, en un estado de reposo. Gracias a la energía almacenada están en condiciones de volver a desarrollarse rápidamente, florecer y fructificar en otoño o primavera. Los geófitos bulbosos abundan por ello sobre todo en los países secos y cálidos con un período corto de vegetación. Sus necesidades climáticas son semejantes a las de los terófitos.

b) Geófitos rizomatosos (*Geophyta rhizomatosa*).

Las plantas rizomatosas tienen la capacidad de desplazarse por debajo de la superficie de la tierra, mientras que los geófitos bulbosos están fijos en un lugar. Prefieren por ello los suelos humosos, arenosos, o fangosos en vez de los suelos compactos y pedregosos. Son poco sensibles frente al clima. Los geófitos rizomatosos poseen la característica de mantener los rizomas (generalmente simpodiales) y las yemas de renovación a una profundidad determinada de la tierra. Tal es el caso de muchas plantas de bosques de hoja caediza, como *Polygonatum, Paris*, muchas especies de *Anemone*, algunas cárices y gramíneas (*Phragmites*, especies de *Agropyron, Poa pratensis*, etc.) y también helechos (especies de *Dryopteris, Pteridium, Loxogramne*, etcétera).

c) Geófitos con yemas radicales (*Geophyta radicigemmata*).

Se encuentran entre los eugeófitos y los hemicriptófitos e incluyen plantas vasculares cuyas yemas persistentes se encuentran en la base del tallo bajo la superficie del suelo. Pertenecen a este grupo, por ejemplo, *Cirsium arvense, Aconitum napellus, Lythrum salicaria* y *Convolvulus arvensis*.

Un estado intermedio entre los geófitos con yemas radicales y los hemicriptófitos está constituido por geófitos cuyas yemas persistentes se encuentran situadas precisamente en la superficie de la tierra (*Desonodium racemosum, Ligularia tussilaginea*, véase NUMATA y ASANO, 1959).

VII. Hemicriptófitos (Fig. 69)

Los retoños y yemas invernantes de los hemicriptófitos se hallan justo al nivel del suelo. Muchas veces aprovechan la protección de cubiertas de escamas, hojas o vainas foliares vivas o muertas. La clase de los hemicriptófitos se caracteriza por una gran variedad en la conformación de los vástagos vegetativos. Entre los hemicriptófitos debemos contar también gran número de criptógamas:

1. Plantas talosas adnatas (*Hemicryptophyta thallosa*). Fijadas fuertemente al substrato y formando revestimientos filamentosos, cespitosos, crustáceos, almohadillados, foliáceos o gelatinosos.

a) Algas adnatas. Revestimientos de las rocas (líneas de tinta de las rocas calcáreas), revestimientos verdes de las cortezas (*Pleurococcus, Protococcus,* etc.), algas gelatinosas (*Nostoc*), etc.[1]

b) Líquenes crustáceos (*Acarospora, Opegrapha, Lecidea,* etc.).

c) Líquenes foliáceos (*Lobaria, Umbilicaria, Placodium elegans*).

d) Briófitos taloides. Hepáticas (*Marchantia, Pellia, Clevea, Grimaldia,* etc.).

2. Hemicriptófitos radicantes (Eu-hemicriptófitos).

a) Plantas cespitosas (*Hemicryptophyta caespitosa*).

Las yemas de renovación de las plantas cespitosas están recubiertas y protegidas por una envoltura pajiza formada por las vainas de las hojas en descomposición. Las plantas cespitosas son frecuentes en las zonas de turberas, en el norte y en las montañas por encima del límite superior del bosque. Las plantas cespitosas de los

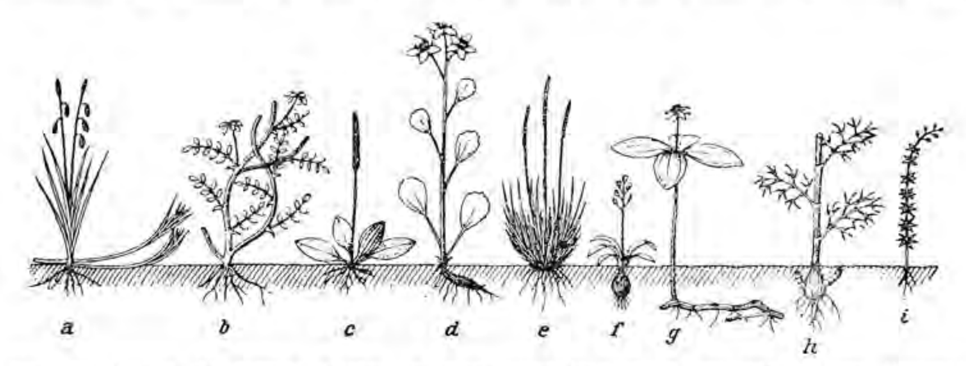


FIG. 69. Tipos de formas vitales. *a,* tipo caméfito, hierba reptante (*Carex limosa*); *b-e,* hemicriptófitos: *b,* trepador (*Coronilla*); *c,* en roseta; *d,* escaposo; *e,* cespitoso; *f-h,* geófitos: *f,* bulboso; *g,* rizomatoso; *h,* con yemas radicales; *i,* terófito.

géneros *Festuca, Sesleria, Carex* y *Nardus* tienen una parte importante en la formación de pastizales y suelos del piso alpino. *Carex elata,* con sus céspedes grandes, hasta de 1 m de altura y lo mismo de anchura, es uno de los colonizadores principales de nuestras lagos y lagunas medioeuropeas. Las gramíneas del Tussock, *Festuca neozelandica, Poa foliosa* (Nueva Zelanda), *Poa flabellata* en Georgia del Sur y en las Islas Malvinas forman almohadillas grandes.

b) Plantas en roseta (*Hemicryptophyta rosulata*).

Las plantas en roseta están muy cerca de las plantas cespitosas; son generalmente hierbas bajas con las hojas basales dispuestas en roseta y tallo sin hojas que soporta la inflorescencia. Pertenecen a este grupo muchas especies de *Draba, Anemone, Sanicula, Primula, Gentiana, Crepis* y *Taraxacum.* Están muy difundidas por las regiones templadas de la Tierra y llegan en buen número hasta las zonas subtropicales (*Plantago, Taraxacum, Hypochoeris, Crepis*).

c) Hemicriptófitos escaposos (*Hemicryptophyta scaposa*).

En su mayoría los hemicriptófitos escaposos son hierbas altas, que en las zonas cálidas pueden alcanzar varios metros de altura; en casos más aislados se trata de plantas graminoides generalmente con una raíz central profunda y tallo más o menos

[1] Las algas, cuyas ramificaciones penetran en el substrato (*Trentepohlia,* etc.), ocupan una posición intermedia.

folioso. Puede faltar la roseta basal (especies de *Aconitum, Hypericum, Epilobium, Gentiana* o *Cirsium*) o bien puede estar presente (hemicriptófitos escaposos con roseta: *Ranunculus, Geranium, Ferula, Salvia, Campanula*). Muchas de las plantas comunes de prados o bosques de la región eurosibírico-norteamericana son hemicriptófitos escaposos (véase Fig. 344, pág. 579).



FIG. 70. Asociación de caméfitos reptantes: *Melico-Kochietum prostratae.* Comunidad de plantas con raíces superficiales en un suelo seco y endurecido del interior de los Alpes junto a Aosta. (Foto M. BR.-BL.)

d) Hemicriptófitos trepadores (*Hemicryptophyta scandentia*).

A este grupo pertenecen muchas plantas perennes con tallo trepador que muere anualmente y con yemas de renovación basales. Se encuentran particularmente en las partes cálidas de las zonas templadas (ejemplos: especies de *Corydalis, Astragalus, Lathyrus, Aristolochia* y *Galium*).

e) Hemicriptófitos decumbentes (*Hemicryptophyta repentia*).

Permanecen pasivamente sobre el suelo y no arraigan (*Alkanna tinctoria, Mertensia maritima,* especies de *Centaurea,* etc.).

f) Hemicriptófitos reptantes (*Hemicryptophyta reptantia*).

Plantas perennes que producen estolones que luego arraigan (*Fragaria nipponica, F. vesca,* especies de *Potentilla, P. anserina, P. jokusaiana, Glechoma hederacea, Chrysosplenium tosaense* y especies de *Hydrocotyle*).



FIG. 71. *Cotyledon umbilicus* en un acantilado jurásico sombrío junto a Montpellier. (Foto HELMUT MAIER.)

VIII. Caméfitos

Las yemas de renovación de los caméfitos se encuentran por encima de la superficie del suelo y reciben tan sólo la protección que la misma planta les ofrece, ya sea por protección de las yemas, crecimiento muy denso o por vástagos muertos. Los caméfitos representan un grupo muy complejo y bastante heterogéneo. Subgrupos importantes de los caméfitos son:

a) Musgos reptantes *(Bryochamaephyta reptantia)* (pág. 587).

Los musgos reptantes recubren el substrato y con frecuencia forman grandes alfombras. Ejemplos: especies de *Hypnum, Hylocomium* y *Rhacomitrium.*

b) Líquenes dendroides (*Chamaephyta lichenosa*).

Los líquenes dendroides, cuyo tallo alcanza a menudo diez o más centímetros de altura, constituyen una forma especial extendida sobre todo en los países de inviernos fríos (montañas, zona subártica), donde cubren grandes superficies en los suelos forestales o en terreno libre. Son sensibles frente a las oscilaciones de la humedad atmosférica, pero en su mayoría resisten sin daños temperaturas muy bajas, lo mismo que la acción del viento. E. FREY (1922, pág. 111) distingue tres formas: forma de *Cetraria* (*Cetraria islandica, C. nivalis, C. cucullata, Ramalina strepsilis,* etc.), forma de *Cladina* (*Cladonia rangiferina, C. alpestris, C. silvatica, Alectoria ochroleuca,* etcétera) y forma de *Usnea* (*Thamnolia vermicularis*). Los briocaméfitos y los líquenes camefíticos viven a menudo como epífitos en las zonas de humedad atmosférica alta.

c) Caméfitos reptantes (*Chamaephyta reptantia*) (Fig. 170).

Son plantas herbáceas con retoños aplicados al suelo o ascendentes que persisten durante la estación desfavorable y llevan las yemas de renovación (*Linnaea borealis, Thymus serpyllum, Veronica officinalis,* etc.). Frecuentemente enraizan, lo que es raro en los que permanecen pasivamente aplicados al suelo (*Carex limosa, C. chordorrhiza, Cerastium latifolium* y *C. tomentosum*). La diferenciación entre caméfitos y hemicriptófitos reptantes no es siempre fácil de establecer.

d) Suculentos (*Chamaephyta succulenta*).

Las plantas suculentas de tallo y hojas perennes poseen tejidos para almacenar agua, lo que las hace capaces de soportar largos períodos de sequía. Son por ello



FIG. 72. Almohadillas esféricas de *Astragalus poterium* en Menorca. (Foto MOLINIER.)

especialmente características de climas áridos, hábitats xéricos, rocas, pedregales y muros. Los géneros *Sedum, Umbilicus* (Fig. 71), *Sempervivum* y *Stapelia* incluyen muchos representantes de este grupo, que, tal como indica LEBRUN (1947), puede aun subdividirse.

e) Plantas en almohadilla (*Chamaephyta pulvinata*).

Los retoños tienen geotropismo negativo y se juntan densamente, de modo que las almohadillas típicas presentan un aspecto abovedado en el centro. El interior de la almohadilla está lleno de hojas en descomposición y polvo traído por el viento, está atravesado a menudo por pequeñas raíces, absorbe agua que retiene largo tiempo y disminuye así el peligro de desecación. Las plantas en almohadilla albergan un mundo de pequeños animales y son también el lugar de crecimiento de algunos hemicriptófitos. Las plantas en almohadilla son xerófitos con múltiples adaptaciones xéricas. (Véase al respecto: C. SCHRÖTER, 1926 y W. RAUH, 1940)[1]. Soportan también

[1] Según RAUH (1940), que distingue el crecimiento típico en almohadilla como carácter de organización del de las falsas almohadillas, en el primer caso se trata de la consecuencia necesaria de un plan estructural básicamente no modificable por las influencias externas (viento, aridez, frío).

temperaturas bajas y fuertes vientos y son por ello apropiadas para colonizar hábitats climáticamente desfavorables en las altas montañas, zonas árticas y antárticas, así como desérticas (Fig. 6). Se distinguen almohadillas esféricas (*Anabasis aretioides, Minuartia* spec., *Saxifraga* spec., *Androsace* spec., etc.) y almohadillas planas (*Draba aizoides, Minuartia sedoides, Silene acaulis,* etc.) (Fig. 177). Las llamadas almohadillas aireadas esféricas (por ejemplo, *Alyssum spinosum, Astragalus tragacantha,* etc.) debido a sus retoños leñosos (Fig. 72) deben situarse junto a las matas y nanofanerófitos y no entre los caméfitos en almohadilla. TROLL (1948) denomina almohadillas duras a las grandes almohadillas de *Azorella* (umbelífera) y de la juncácea *Distichia,* que contribuyen a caracterizar la vegetación de los altos Andes. Según RAUH en los Andes sudamericanos y en la zona subantártica se encuentran por lo menos un 64% de todos los vegetales que crecen en almohadilla.

Las plantas en almohadilla son extraordinariamente abundantes y típicas también en Nueva Zelanda (*Haastia, Raoulia, Donatia,* etc.) (véase especialmente DU RIETZ, 1931).

Un subgrupo especial está constituido por los musgos pulviniformes (forma de *Grimmia*), que colonizan principalmente las rocas, y los que forman almohadillas planas (forma de *Polytrichum*). En la forma de *Polytrichum* debemos incluir algunos musgos de pantanos (especies de *Philonotis, Pohlia* y *Bryum* entre otros). Se extienden por las zonas frías y templadas (Fig. 11).

f) Caméfitos trepadores (*Chamaephyta scandentia*).

Son plantas perennes, generalmente graminoides con un tallo trepador y con yemas de renovación persistentes por encima de la tierra (*Oryzopsis miliacea, Brachypodium ramosum,* etc.).

g) Musgos esfagnoides (*Chamaephyta sphagnoidea*).

Los musgos esfagnoides de turbera, con crecimiento ilimitado, son sobre todo especies oligotróficas de *Sphagnum* adaptadas a una gran humedad atmosférica y a precipitaciones abundantes, por lo que faltan completamente en los países áridos. En cambio, llegan a extenderse hasta la zona subártica.

h) Caméfitos graminídeos (*Chamaephyta graminidea*).

Se trata de gramíneas fasciculadas y otras plantas graminoides con asimilación persistente todo el año y tallos elevados, propias de las zonas esteparias (*Stipa tenacissima, Lygeum spartum,* etc.)[1]. La transición entre las plantas graminoides hemicriptofíticas y camefíticas es gradual.

i) Arbustos en espaldera (*Chamaephyta velantia*) (*Fig.* 80).

Arbustos y matas rastreros de los climas fríos que forman frecuentemente tapices que cubren el suelo. Los arbustos en espaldera aprovechan el calor del suelo al ir tan pegados a él y soportan también la fuerte acción del viento. Algunos son de follaje persistente (*Dryas, Loiseleuria, Polygala chamaebuxus, P. japonica, Globularia cordifolia,* etc.) y otros son caducifolios (*Salix retusa, S. reticulata, Rhamnus pumila, Arctostaphylos alpina,* etc.).

j) Sufrútices (*Chamaephyta suffruticosa*).

En oposición al grupo anterior los sufrútices están extendidos sobre todo por las zonas subtropicales cálidas y secas. La parte superior del tallo se seca durante la época seca y la inferior se conserva y sostiene a las yemas persistentes (diversas especies de *Helianthemum, Ononis minutissima, Camphorosma monspeliaca*). Los países de clima mediterráneo tienen muchos sufrútices: Europa meridional, Africa septentrional, Asia occidental, suroeste de Australia, País del Cabo, California. LEBRUN (1947) diferencia los siguientes subtipos en los trópicos: sufrútices erectos, decumbentes y trepadores.

---

[1] Las plantas fasciculadas, cuyos vástagos asimiladores quedan recubiertos y protegidos en invierno por las partes muertas (*Aphyllanthes, Schoenus nigricans,* etc.), es mejor incluirlas dentro de los hemicriptófitos.

k) Matas (*Chamaephyta fruticosa*).

Pequeños arbustos totalmente leñosos tal como se encuentran en los países subtropicales o en las montañas de los países templados (por ejemplo, *Daphne striata* y *cneorum*, *Thymus vulgaris*, especies de *Helianthemum*, *Lavandula* y *Fumana*).



FIG. 73. Euforbia cactiforme como nanofanerófito; población de *Euphorbia resinifera* y *Acacia gummifera* en la base del Gran Atlas, junto a Tanant, Marruecos, 800 m. (Foto R. MAIRE.)

IX. **Nanofanerófitos** (arbustos).

Las yemas de renovación se encuentran entre unos 0,25 y 2 m sobre el suelo. La forma vital de algunos nanofanerófitos no está totalmente fijada, de modo que pueden convertirse en macrofanerófitos (*Viburnum tinus*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus* y especies de *Juniperus*, entre otros). Es un grupo muy complejo que incluye abundantes subdivisiones. Caracteres determinantes para la clasificación son: follaje (ausente, persistente, caduco), estructura de la hoja (esclerofilos, hoja acicular, arrollada, etc.), protección de las yemas, tamaño de la hoja (leptofilo hasta 25 mm^2, nanofilo hasta 225 mm^2, microfilo hasta 2000 mm^2, mesofilo hasta 18 000 mm^2, macrofilo hasta 164 000 mm^2 y megafi-

lo) (véase RAUNKIAER, 1916; FULLER y BAKKE, 1918). Es importante la distinción entre los arbustos de vida corta (algunas especies de *Cistus*) y los *nanofanerófitos rizomatosos* (arándanos, especies de *Prunus*) y *Quercus lusitanica* (figura 74).

X. **Macrofanerófitos** (árboles)

Los árboles están sometidos a los fenómenos atmosféricos más que cualquier otra de las formas vitales mencionadas anteriormente. Su centro principal se encuentra en los trópicos o en las zonas subtropicales en que la temperatura sufre pequeñas oscilaciones. Los fanerófitos que se extienden hacia el Norte



FIG. 74. Cubierta arbustiva de *Quercus lusitanica* en una población abierta de *Pinus pinaster*, junto a Tomar. (Foto BERSET y BR.-BL.)

se caracterizan por una protección peculiar de las yemas. La resistencia al frío de las diferentes especies está determinada además por características internas plasmáticas que tan sólo se conocen en parte (BIEBL, 1962).

Entre las numerosas formas adaptativas del tipo de los fanerófitos, RAUNKIAER (1905) destaca una serie de grupos principales. Para ello se basa en la altura del vegetal, la duración del follaje y la protección de las yemas; añade aún las plantas suculentas. Las reducimos a siete grupos principales para mayor simplicidad.

Diferenciamos:

a) Arboles con yemas protegidas (*Phanerophyta bracteata*).

Es la forma arbórea más frecuente y la única representada en climas frescos. Comprende varios subgrupos. ELLENBERG (1956) diferencia:

Arboles perennifolios de las pluviisilvas, árboles malacofilos, árboles esclerofilos y aciculifolios de hoja persistente. Arboles planifolios y aciculifolios (*Larix*) de foliación estival. Arboles planifolios con follaje en la época de lluvias (en las zonas subtropicales que presentan una época extremamente seca).

b) De tronco suculento (*Phanerophyta succulenta*).

Se caracterizan por tener pocas hojas y tejidos acuíferos carnosos, poco lignificados (almacén de agua). Están especialmente adaptados a las condiciones esteparias y desérticas y habitan en su mayoría las zonas desérticas del nuevo y viejo mundo.

Europa posee tan sólo unos pocos representantes en el género mediterráneo *Caralluma* (asclepiadáceas) y algunas cactáceas naturalizadas (véase pág. 553); en el norte de Africa se presentan algunas euforbias (*E. resinifera, E. beaumiereana* y *E. echinus*) y compuestas (*Senecio, Kleinia*) suculentas.



FIG. 75. Euforbias arborescentes cactiformes (*Euphorbia calycina*) de tallo suculento en la sabana de gramíneas junto al lago Eduardo. (Foto DE WITTE, Coll. Inst. Parcs. Nat. Congo Belge.)

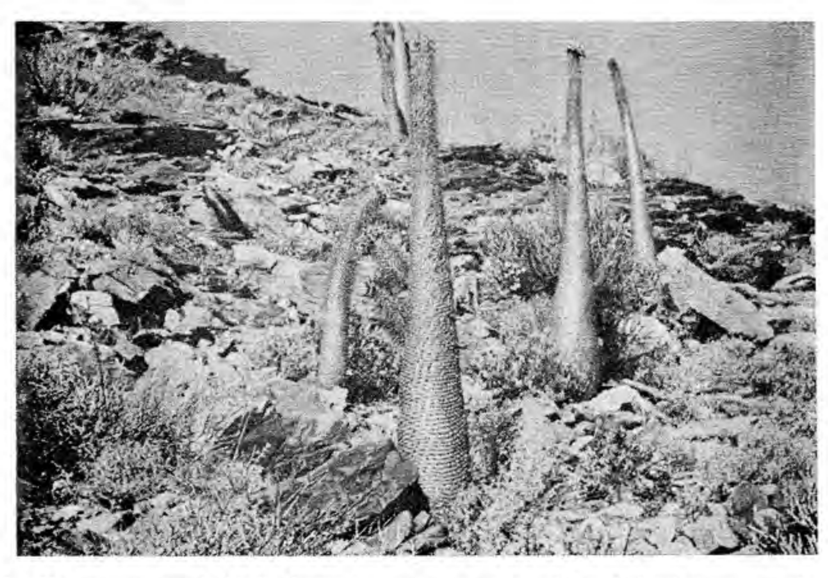


FIG. 76. Tronco en tonel de *Pachypodium namaquamum* (*Apocinácea*) en un pedregal del Karroo. (Foto VOLK.)

H. WINKLER (1922) diferencia: 1. Formas cactoides (*Carnegia*, etc.), 2. Arboles botella (bombáceas, esterculiáceas, euforbiáceas, etc.), 3. Formas sarcocaules (*Sarcocaulon, Pelargonium*, etc.), 4. Suculentas globosas (*Testudinaria, Adenia globosa*, etcétera).

Según LEBRUN (1947) las asclepiadáceas *Sarcostemma viminale* y *Cynanchum sarcostemmoides* se comportan unas veces como fanerófitos erguidos, otras como lianas y otras como caméfitos decumbentes.



FIG. 77. Fanerófito escaposo *(Yucca)* en la estepa arbustiva del sur de Tejas. (Foto STEIGER.)

c) Arboles con roseta apical (*Phanerophyta scaposa*) (Fig. 77).

La copa está formada por vástagos con rosetas de hojas terminales. El tipo está encarnado por los géneros *Dracaena, Jucca, Aloe* y *Richaea* (Fig. 77). Muchas palmeras son también árboles con roseta apical. Las hojas son persistentes. La distribución es tropical y subtropical. Hay formas de transición al tipo de tallo herbáceo.

d) Fanerófitos de tallo herbáceo (*Phanerophyta herbacea*).

Son características de zonas de bosques en las regiones ecuatoriales, cálidas y húmedas. Reúnen a un crecimiento arbóreo o arbustivo la posesión de tallos aéreos poco lignificados, herbáceos, y por ello delicados, generalmente con grandes hojas y

yemas descubiertas. Parece que se desarrollan especialmente bajo la protección de árboles más altos. Pertenecen a este grupo especies de *Begonia*, euforbiáceas y especies de *Musa, Impatiens, Piper*, etc.

e) Mangles (*Phanerophyta immersa*).

Arboles inundados periódicamente por el agua marina, con raíces respiratorias y un balance hídrico equilibrado (véase WALTER, 1962). El centro de desarrollo de las especies de mangle son las islas de la Sonda, donde hay 8 familias con 21 especies (ANDREANZKY, 1954).

f) Lianas o bejucos (*Phanerophyta scandentia*).

Plantas trepadoras cuyas yemas de renovación sobreviven a la estación desfavorable hasta alturas elevadas sobre el nivel del suelo. Las plantas anuales que trepan con ayuda del tallo o de las hojas (*Pisum, Lathyrus, Fumaria, Erodium*, etc.) y las especies volubles, cuyos tallos mueren cada invierno hasta el nivel del suelo pertenecen a los hemicriptófitos o a los terófitos. Las verdaderas lianas son plantas leñosas que alcanzan la luz con ayuda de puntos de apoyo y son especialmente características de la selva tropical. A partir del ecuador y hacia el Norte y Sur va disminuyendo su número; pocas han alcanzado la zona templado-fría (*Clematis, Hedera, Lonicera*).

Subgrupos son: Trepadoras por ramas divergentes, volubles, con zarcillos, con órganos adhesivos y con raíces fijadoras (*Hedera*).

g) Plantas graminoides arborescentes (*Phanerophyta graminidea*).

Gramíneas en forma de árbol que forman un tronco (*Bambusa*); extendidas en los trópicos. En la zona subtropical se encuentra el género *Arundo*.

XI. **Epífitos arborícolas** (Epiphyta arborícola)

Esta es la clase de plantas dependientes que alcanzan mayor altura. Necesitan la presencia de fanerófitos independientes. Se fijan sobre troncos y ramas y se alimentan de los nutrientes almacenados entre la corteza y los ángulos que forman las ramas. Estos epífitos superiores, lo mismo que las lianas, tienen su óptimo de desarrollo en la selva virgen húmeda tropical (véase especialmente WENT, 1940, y RICHARDS, 1952). VIROT (1956) y KLEIN (Fig. 103) dan una representación muy clara de la vegetación epifítica de Nueva Caledonia y del Brasil meridional. Los epífitos vasculares son raros fuera de las pluviisilvas y generalmente se trata sólo de plantas que se comportan como epífitos ocasionales.

Normalmente se distingue entre epífitos del humus y de la corteza. En la pluviisilva los epífitos del humus forman asociaciones escalonadas según la luminosidad. Estas aparecen sobre las especies arbóreas más variadas porque su substrato es el humus inespecífico y no la corteza específica del árbol (WENT, 1940).

Lo mismo que en las formas vitales antes citadas, pueden diferenciarse aquí también una serie de subgrupos ecológicos, de entre los que podemos citar los epífitos hemiparásitos (*Viscum, Loranthus*), los epífitos con tubérculos caulinares (*Myrmecodia, Bolbophyllum*), los neosioepífitos que recogen humus (*Platycerium, Anthurium*), los de raíces aéreas (*Taeniophyllum zollingeri, Angraecum funale*, etc.).

Muy próximos de los epífitos que se fijan a la corteza son los que lo hacen a las hojas (epífilos), generalmente líquenes, que cubren las hojas en las regiones de atmósfera húmeda (véase pág. 118).

En las zonas templadas, las fanerógamas epifíticas se sustituyen por algas, hongos, musgos y líquenes que forman asociaciones particulares (Fig. 78).

Criptógamas epífitas. OCHSNER (1928) fue el primero en describir claramente los grupos de formas vitales de las criptógamas epífitas de la Europa media. Entre otros, distingue en las algas los tipos de *Protococcus* y de *Schizogonium* y en los líquenes los tipos crustáceos, foliáceos y arbustivos con subgrupos y en los musgos los briocaméfitos ortótropos y plagiótropos.



FIG. 78. *Parmelietum furfuraceae-physodes;* comunidad epífita sobre *Abies alba,* Auvernia, 1400 m. (Foto UEHLIGER, excurs. BR.-BL.)

BARKMAN (1958) compara críticamente los intentos realizados hasta el momento para construir un sistema de formas vitales adaptado a las criptógamas. Su sistema comprende a las criptógamas epifíticas y se basa en la economía hídrica de las especies para ordenarlas del siguiente modo:

I. *Atmophyta* con capacidad hídrica relativamente baja (de 50 a 250% del peso seco).

II. *Amphiphyta* con una capacidad hídrica media (de 300 a 500%) y un valor osmótico muy alto (800 a 1300 atm).

III. *Ombrophyta* con capacidad hídrica elevada (650 a 1700%) y valor osmótico bajo (10 a 100 atm).

Por otra parte, BARKMAN, apoyándose en el sistema de RAUNKIAER y usando generalmente los mismos términos, distingue:

Endofleófitos, que corresponde a los geófitos de RAUNKIAER.
Hemicriptófitos, aplicados al substrato, de 1/2 a 2 mm de altura.
Caméfitos, unidos débilmente a la corteza, de 0,5 a 1 cm de altura.
Fanerófitos, líquenes y musgos semejantes a arbustos o árboles, de más de 1 cm de altura (nanofanerófitos de 1 a 3 cm, mesofanerófitos de 3 a 8 cm y macrofanerófitos de 8 a 20 cm de altura).

La composición de formas vitales más sencilla es la que tienen las comunidades de algas epifíticas del *Pleurococcetum vulgaris* y del *Prasioletum crispae,* ambas formadas por una sola forma vital, *Atmophyta-Hemicryptophyta connata* y *Ombrophyta-Hemicryptophyta appressa.*

MARGALEF (1949) trata de las formas vitales de las algas.

Hay que considerar el sistema anterior de formas vitales como provisional y necesitado de un perfeccionamiento, porque grandes zonas de la Tierra están todavía insuficientemente estudiadas desde el punto de vista de las formas vitales y cabe esperar que se descubran más formas. Han realizado adiciones, entre otros, NUMATA y ASANO (1956, I, II), que describen y representan una serie de formas críticas, geófitos y caméfitos, del Japón.

Modificabilidad de las formas vitales. La idea que rige el sistema de formas vitales de RAUNKIAER, la adaptación de las plantas a la estación desfavorable, requiere la utilización en la clasificación de todos los caracteres efarmóticos de adaptación. Las condiciones vitales dominantes han de reflejarse en cierto modo en la forma vital, dentro de los límites constitucionalmente prefijados. Caso de que ésta concepción sea válida, las variaciones importantes de las condiciones vitales han de provocar modificaciones en las formas vitales. Gran número de investigaciones antiguas y recientes corroboran que esto es así.

SCHLOESING (1869) pudo ya demostrar que plantas del tabaco que crecen bajo atmósfera seca o húmeda presentan considerables diferencias desde el punto de vista químico.

La humedad favorece la formación de almidón y la sequedad el desarrollo de tejidos leñosos de sostén, lo cual coincide con la experiencia diaria. Según MAC DOUGAL y SPOHR (1918), una disminución en el suministro de agua tiene como consecuencia la transformación de los polisacáridos en anhídridos, esto es, en tejidos de sostén, por lo que resulta una estructura xerofítica. En las plantas suculentas la transformación de los polisacáridos en pentosanas gelatinosas conduce igualmente a una adaptación a la aridez, la ya mencionada suculencia.

La dependencia del contenido en materia seca de las plántulas de árboles con respecto a la temperatura viene demostrada por las investigaciones de LANGLET en Suecia (véase pág. 206).

De estas investigaciones podemos deducir que los caracteres utilizados en la delimitación de nuestras formas vitales están más o menos influidos por los factores externos; se trata principalmente de caracteres fenotípicos. Así se explica que una misma especie pueda pertenecer a distintas clases de formas vitales bajo diferentes condiciones climáticas. Los terófitos adquieren eventualmente la forma de hemicriptófitos en un clima frío (*Poa annua* y *Viola tricolor,* entre otros). Los caméfitos se van transformando en nanofanerófitos a medida que nos vamos desplazando hacia el Sur (*Coronilla minima, Fumana*), mientras que los fanerófitos se reducen frecuentemente a la forma de caméfitos en las

altas montañas. Los países cálidos y húmedos favorecen el crecimiento lianoide en distintas formas vitales.

Pero también en una misma región ciertas especies (dejando aparte las formas juveniles) pueden aparecer bajo dos o incluso tres formas vitales. De este modo, algunos hemicriptófitos de la región mediterránea, como *Scabiosa maritima, Leontodon hirtus*, etc., pueden crecer eventualmente como caméfitos; *Alyssum maritimum* aparece como terófito, hemicriptófito o incluso caméfito según el hábitat y las condiciones meteorológicas anuales (véase también Soroceanu, 1936; pág. 132). Hagerup (1930) señala que en la flora de Timboktú no menos del 11% de las especies se presentan como terófitos anuales y como caméfitos; también se da el caso de muchos caméfitos que se presentan ocasionalmente como terófitos y, tal como R. Maire indica, en el Sáhara el tipo de forma vital no está muy bien definido en algunas especies. Plantas leñosas perennifolias pueden convertirse en caducifolias bajo otras condiciones vitales, lo mismo que también puede darse el caso inverso (*Ligustrum vulgare*).

Sissingh (1950, 1952) y J. Tüxen (1959) describen variaciones en las formas vitales inducidas por el clima, tal como se presentan en determinadas áreas de la Europa media.

F. Clements, E. M. Martins y F. L. Long (1950) han investigado experimentalmente la capacidad de adaptación e influenciabilidad de las formas vitales en la costa de California y en la zona de Pikes-Peak.

Dado que una misma categoría de caracteres es variable, o sea se halla condicionada fenotípicamente, en grupos sistemáticos determinados, mientras que en otros es invariable, fijada genotípicamente, no puede realizarse ninguna separación satisfactoria en todos los momentos entre las dos categorías de caracteres. A ello se suma además que muchos de los fenómenos morfológicos favorables funcionalmente, que se utilizan en la división de las formas vitales, están fijados genéticamente sin ninguna duda. Estas adaptaciones fijadas genotípicamente pueden haberse adquirido por selección en el pasado, quizá bajo condiciones completamente distintas a las actuales. De su existencia bajo condiciones climáticas o edáficas determinadas podemos concluir que están en consonancia con ellas en este momento, pero no que su origen se deba a las condiciones actuales.

Según esto, las formas vitales no pueden considerarse como una respuesta clara de los seres vivos frente a las condiciones externas dominantes, sino que representarían la conformación, determinada por el hábitat, de la base filogenética de la planta, definida con más o menos precisión.

Formas vitales y Geobotánica. Raunkiaer quería utilizar inicialmente sus formas vitales tan sólo para caracterizar en el aspecto fitobiológico zonas climáticamente homogéneas de la Tierra, con el fin de reconocer los llamados fitoclimas. Si se distribuyen procentualmente todas las especies de plantas de una zona en las distintas clases de formas vitales, obtendremos en el «espectro de formas vitales» una expresión biológica de las distintas zonas climáticas. La Europa media se encuentra en la zona de hemicriptófitos del hemisferio septentrional, esto es, los hemicriptófitos dominan en cuanto a especies sobre todas las demás clases de formas vitales. La altiplanicie suiza desde el lago Leman hasta el lago de Constanza, con sus 1700 especies de fanerógamas, en números redondos, cuenta:

Hemicriptófitos	50%	Fanerófitos	9 %
Terófitos	20%	Caméfitos	4,5%
Geófitos	15%	Hidrófitos	1,5%

En estas cifras se incluyen tanto las especies autóctonas como las completamente naturalizadas, y por ello resulta tan elevado el porcentaje de terófitos.

Según ALLORGE (1922), el espectro de las especies exclusivamente autóctonas de la cuenca de París tiene la siguiente composición:

Hemicriptófitos	51,5%	Terófitos	9 %
Geófitos, Hidrófitos	25%	Fanerófitos	8 %
		Caméfitos	6,5%

En los países nórdicos y en los altos Alpes los caméfitos van alcanzando mayor importancia al lado de los hemicriptófitos. Así, Spitzberg tiene un 20% de caméfitos y tan sólo un 1% de terófitos (*Koenigia islandica* y *Gentiana tenella*). Los calores estivales no son ya allí suficientes como para que las semillas

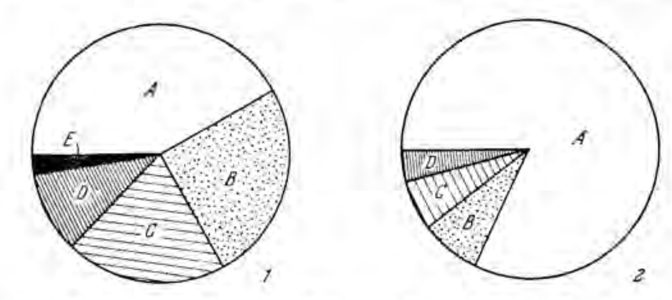


FIG. 79. Espectro de formas vitales del *Quercetum rotundifoliae* de Aragón (según BR.-BL. y BOLÒS, 1957). *A*, fanerófitos; *B*, caméfitos; *C*, hemicriptófitos; *D*, geófitos; *E*, terófitos; *1*, según el número de especies; *2*, según el grado de cobertura calculado a partir de las especies en la tabla.

maduren anualmente; las plántulas jóvenes mueren también fácilmente a consecuencia de las heladas. El espectro de formas vitales de las 240 fanerógamas que componen la flora nival por encima del límite climático de las nieves (2600 a 3100 m) en los Alpes rético-lepontinos es:

Hemicriptófitos	68 %	Geófitos	4 %
Caméfitos	24,5%	Terófitos	3,5%

A 3350 m sobre el nivel del mar el porcentaje de caméfitos se eleva al 31%.

Los países cálidos y secos dan unos espectros totalmente distintos, tal como resulta de los ejemplos presentados por RAUNKIAER. Los espectros de formas vitales de Cirenaica en Africa del Norte y del Sáhara central (El Golea, Hoggar) tienen la siguiente composición:

	T	H	Ch	Ph	G	HH (hidrófitos)
Cirenaica	**50**	19	14	9	8	—
El Golea	**56**	15	13	9	5	2
Hoggar (R. Maire)	**48**	10	18	14	10	—

En los países secos subtropicales dominan los terófitos. No son pocas las asociaciones que se componen totalmente o en gran parte de terófitos.

De todos modos no debemos olvidar que en algunas zonas (altas montañas, países nórdicos) el desarrollo de las plantas depende mucho más de la adapta-

ción a la estación favorable y de la posibilidad de utilizarla, que de la adaptación a la estación desfavorable (invierno) (SKOTTSBERG, 1913; BR.-BL., 1913, página 38; véase también NORDHAGEN, 1928, pág. 595).

En caso de tener que establecer subdivisiones aún no descritas de los grupos de formas vitales, lo mejor será seguir los principios biológicos propuestos por RAUNKIAER.

Formas vitales y comunidad vegetal. Existen formas vitales especialmente adaptadas para cada hábitat, mientras otras quedan totalmente excluidas de él; cada comunidad tiene su espectro determinado de formas vitales. El espectro normal de formas vitales se calcula determinando el porcentaje de especies de las distintas categorías de formas vitales en la tabla de comunidad.



FIG. 80. *Loiseleurio-Cetrarietum* con porciones arrancadas debido a la acción del viento en el macizo del Carlit, a 2400 m, en los Pirineos orientales. (Foto TCHOU y BR.-BL.)

El espectro calculado a partir del grado de cobertura de las especies da una imagen más cercana a la realidad (Fig. 79).

Cuanto más extremas sean las condiciones del hábitat, mayor será la selección de especies y más se manifestarán las características biológicas específicas de las formas vitales. Los bosques tropicales de mangles se componen exclusiva, o casi exclusivamente, de árboles con raíces caulógenas. El espectro de formas vitales de las comunidades de arbustos enanos de los Alpes y de los Pirineos del *Loiseleurio-Cetrarietum* (Fig. 80), que permanecen sin nieve en invierno, se compone de aproximadamente 2/3 de caméfitos resistentes al viento (la mayoría líquenes dendroides) y de 1/3 de hemicriptófitos. La asociación fisurícola del *Androsacetum helveticae* resistente al viento y a la helada comprende un 50% de caméfitos

El prado vecino del *Caricetum curvulae,* que necesita la protección de la nieve, presenta un cuadro esencialmente distinto (Fig. 81).

Partiendo de la semejanza en los espectros de las formas vitales puede concluirse la existencia de una semejanza en las condiciones del hábitat. Una com-

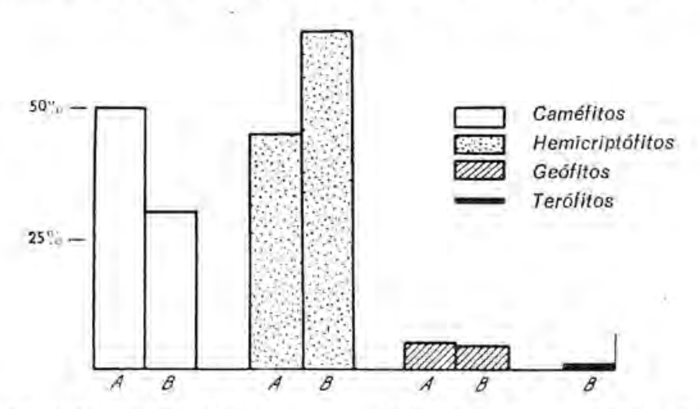


FIG. 81. Distribución procentual de las formas vitales de dos comunidades alpinas. *A,* asociación fisurícola del *Androsacetum helveticae; B, Caricetum curvulae,* pastizal climácico.

paración de los espectros del *Agrostidetum tenuis* de los Cevennes meridionales (44° lat. N.) y del *Trisetetum flavescentis* de los Grisones (47° lat. N.) demuestra la gran concordancia ecológica de ambas comunidades (tabla 8).

De hecho se trata de dos asociaciones de prados jugosos abonados que se sustituyen (vicarias). A pesar de la considerable diferencia florística, existe una concordancia en el espectro de formas vitales.

TABLA 8

	Agrostidetum de los Cevennes meridionales %	*Trisetetum* del Schanfigg (BERGER) %
Caméfitos	3	4,5
Hemicriptófitos	81	89
Terófitos	8	2
Geófitos	8	4,5

En las comunidades pluristratificadas es conveniente indicar por separado la distribución procentual de las formas vitales en los estratos principales.

En el estrato arbóreo del *Fagetum gallicum conopodietosum* predomina absolutamente *Fagus silvatica.* El estrato herbáceo se compone casi exclusivamente de hemicriptófitos y geófitos.

Espectro de las formas vitales del estrato herbáceo del *Fagetum gallicum conopodietosum:*

Fanerófitos ... ... 2% Hemicriptófitos 52%
Caméfitos ... ... 4% Geófitos 40%
Terófitos 2%

La densa sombra dificulta el desarrollo de los caméfitos y de los terófitos, mientras que en el horizonte superior del suelo (A_1), ligero y rico en nutrientes, junto a los hemicriptófitos, alcanzan un desarrollo óptimo los geófitos rizomatosos.

DIEMONT (1938) calcula la participación procentual de las especies en la constitución de los bosques planifolios del noroeste de Alemania, tomando como base el valor de grupo introducido por TÜXEN y ELLENBERG (1937) (véase página 50).

Por medio de este método de cálculo las especies dominantes de los diversos estratos obtienen cifras que expresan mejor su desarrollo en masa y su cobertura.

Formas vitales y unidades sociológicas superiores. El espectro de formas vitales ayuda a determinar el carácter ecológico de las asociaciones, puede servir también para diferenciar y reconocer mejor las unidades sistemáticas superiores. Esto queda muy claro al comparar los espectros de dos alianzas de la misma zona (tabla 9). Se ha demostrado que la ausencia de terófitos es general en el orden *Rosmarinetalia* dentro de toda un área de distribución (Francia, Italia, España, Africa septentrional) y puede utilizarse como característica ecológica de este orden.

TABLA 9. *Distribución de las formas vitales en el* Therobrachypodion *y el* Aphyllanthion *del sur de Francia*

	Th	Ch	NPh	H	G
	%				
Therobrachypodion					
Onobrychi-Barbuletum	**71**	9	.	14	6
Brachypodietum ramosi					
a) BR.-BL. y BHARUCHA (1932, 1962, 40 inventarios)	**56**	13,5	3,5	23	5
b) MOLINIER (1935, 22 inventarios)	**54,8**	14,8	3,7	20,7	6
Aphyllanthion					
Aphyllantho-Leontodetum (TOMASELLI, 1948, y BR.-BL., 90 inventarios).	1	40	9,5	**46**	3,5
Deschampsietum mediae (BR.-BL., 45 inventarios)	12	17	5	**54**	12

Las clases de los *Therobrachypodietea* y de los *Tuberarietea guttati*, lo mismo que ciertas comunidades de estepas, propias todas ellas del mismo sinecosistema, se caracterizan por un valor muy alto de terófitos. GROSSHEIM describe una asociación de *Artemisia hanseniana* de la estepa transcaucásica rica en especies, que consta de no menos de un 74,6% de terófitos.

Algunas comunidades de juncos enanos, tal como sucede en el *Eleocharetum* y el *Centunculo-Anthoceretum*, descritos por MOOR (1936), se componen casi exclusivamente de terófitos (de 90 a 95%). En este caso es la larga inun-

dación lo que excluye a las plantas perennes y permite tan sólo el desarrollo de aquellas plantas capaces de desarrollar su ciclo vital completo durante el pequeño período de tiempo en que anualmente permanece el suelo seco (véase pág. 82).

Fisionomía y sistemática de las formas vitales. La aparición simultánea y repetida de determinadas formas vitales y conjuntos de formas vitales conduce al concepto de unidades fisionómicas de vegetación para las que no se tiene en cuenta la posición taxonómica de los vegetales constituyentes. Estas comunidades homogéneas de formas vitales, definidas desde el punto de vista fisionómico,



FIG. 82. *Rosmarino-Ericion* en las montañas calizas de Cardó, junto al Ebro, 870 m. (Foto BERSET, excurs. S.I.G.M.A.)

constituyen el material de partida para una clasificación que, a partir de las sinusias, unidades simples que incluyen únicamente un solo grupo de formas vitales, conduce a la formación (tipo de formación) y al tipo de vegetación.

Sinusia. (Véase DU RIETZ, 1957, 1961.) Se entiende por sinusia un conjunto de plantas de estructura sencilla, ecológicamente homogéneo, «une niche écologique» (LEBRUN, 1961), integrado por formas vitales semejantes (un solo grupo de formas vitales).

Un recubrimiento de líquenes crustáceos, una alfombra de musgos o arbustos enanos, el estrato herbáceo de un hayedo rico en *Allium*, el estrato arbóreo de un bosque de pinos o abetos rojos o los macromicetes de un bosque constituyen una sinusia.

Dos o más sinusias pueden reunirse en unidades de orden superior. DU RIETZ (según POLI, 1961) considera como tales la unión, la sociación, la federación, la alianza de sinusias y la formación de sinusias.

Puede suceder que una sinusia coincida con una asociación (alfombra de líquenes dendroides, revestimiento de algas, etc.; Fig. 83).

Sin embargo, generalmente varias sinusias ecológicas participan en la constitución de una asociación; en las selvas tropicales son muchas las sinusias que pueden participar, aunque muchas veces resulta difícil poder diferenciar unas de otras (véase RICHARDS, 1952)[1].

Puede suceder que sinusias distintas se sustituyan a lo largo del desarrollo temporario en una misma localidad; son complementarias. Tal sucede en las



FIG. 83. Sinusia de *Cladonia alpestris* en el *Mugo-Ericetum cladonietosum* del Parque Nacional Suizo, 1800 m. (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

sinusias de geófitos de primavera, de hemicriptófitos estivales y de hongos de otoño de un bosque de hoja caediza. Estas sinusias corresponden a los aspectos temporarios de una misma asociación. Las sinusias coinciden muchas veces con los estratos de una asociación.

Pueden distinguirse lo mismo que en las asociaciones sinusias independientes y dependientes.

Entre las sinusias dependientes de otras se encuentran las de epífitos y algunas de saprófitos, entre otras.

Es posible naturalmente incluir sin más las sinusias dentro de las unidades de vegetación definidas florísticamente, ya sea como estratos, como comunidades

---

[1] «It is characteristic of the Moss forest that the constituent synusiae blend into one another so as to defay any satisfactory scheme of classification» (RICHARDS).

dependientes, como variaciones con carácter de facies o como aspectos temporarios.

KALLIOLA (1939, pág. 64) insiste, y con razón, en que al describir las sociaciones y asociaciones pueden estudiarse también las sinusias e indicar cómo se compone de ellas cada asociación. Las asociaciones no son simples reuniones de distintas sinusias, sino que son unidades naturales, entre cuyos constituyentes aislados se mantienen determinadas relaciones.

GLEASON (en CAIN, 1936, pág. 670) señala también que cada especie de una sinusia influye sobre todas las demás especies de otras sinusias que caen bajo su esfera de influencia y que, por tanto, las sinusias que viven relacionadas entre



FIG. 84. Sinusia de *Pinus mugo* en los Cárpatos orientales, de 1700 a 1800 m. (Foto FIRBAS, excurs. S.I.G.M.A.)

sí con carácter de estratos no representan unidades independientes de vegetación; lo mismo que su ecología tampoco puede comprenderse sin relacionarla con la ecología del conjunto del biótopo (sinusias de criptógamas en comunidades pluristratificadas de fanerógamas).

Formación. Basándome en DU RIETZ (1957, pág. 25), entiendo por formación una comunidad de formas vitales de orden superior compuesta por varios o muchos grupos de formas vitales, la cual tiene una fisionomía de conjunto homogénea, a pesar de su estructura compleja. Se habla de una formación de *Pinus-Pseudotsuga,* de una formación subalpina del *Rhododendron,* etc. La formación, de estructura compleja, se compone normalmente de muchas formas vitales.

Las agrupaciones semejantes de formas vitales (formaciones, grupos de formaciones) de países muy separados geográficamente que nunca han estado en con-

tacto y que no muestran, por tanto, ninguna o muy poca relación florística, deben considerarse como convergencias bioclimáticas u homologías (CHODAT). Sabemos que condiciones climáticas semejantes favorecen a las formas vitales semejantes, ya que se establecen debido a su influencia. Pensemos en la vegetación leñosa esclerofila convergente de la región mediterránea, de California, de la región del Cabo, de Chile y del suroeste de Australia, o en las formas en almohadilla esférica de las altas montañas, de los países hiperbóreos y de los desiertos.

Las estepas de *Artemisia herba-alba* del norte de Africa, las de *Artemisia maritima* de la región aralo-caspiana y las de *A. pauciflora* y de *Artemisia tridentata* en los Estados Unidos, son formaciones homólogas, lo mismo que las



FIG. 85. Landa liquénica de *Cladonia alpestris* y *Betula tortuosa* en el norte de Finlandia. (Foto KALLIOLA.)

landas de líquenes con *Betula* subárticas y atlánticas (Fig. 85), etc. Entre las altas montañas tropicales y las regiones subantárticas se presenta también una marcada concordancia ecológica en relación a las formas vitales, tal como señala TROLL (1948).

De estas homologías se deduce la existencia de condiciones edáficas y bioclimáticas semejantes (Fig. 85 y 86).

Clase de formaciones. Las formaciones fisionómicamente semejantes se reúnen en grupos de formaciones y éstos en cinturas o clases de tipos de vegetación (panformaciones, DU RIETZ). Los grandes tipos de vegetación de la Tierra se utilizan desde los tiempos de GRISEBACH para la caracterización fitoclimática superficial de las diferentes regiones.



FIG. 86. Landa liquénica de *Cladonia rangiferina, Cladonia silvatica* y *Cladonia mitis* con *Betula pendula* junto a Lamotte-Beuvron, Sologne. (Foto P. MEYER y BR.-BL.)

BROCKMANN-JEROSCH y RÜBEL (1912) los han utilizado para su agrupación sistemática de las clases de formaciones. Distinguen cuatro tipos principales de vegetación: Lignosa, Prata, Deserta y Phytoplancton, dentro de los que incluyen 14 clases de formaciones:

Pluviilignosa (selvas lluviosas)	*Laurilignosa* (bosque laurifolio)
Durilignosa (vegetación esclerofila)	*Ericilignosa* (landas)
Deciduilignosa (bosque caducifolio)	*Conilignosa* (bosque aciculifolio)
Terriprata (prados)	*Aquiprata* (prados pantanosos)
Sphagnioprata (turbera alta)	*Siccideserta* (estepas)
Siccissimideserta (desiertos)	*Frigorideserta* (desiertos fríos)
Litorideserta (desiertos litorales)	*Mobilideserta* (yermos de suelo movedizo)

Posteriormente, RÜBEL (1933) elevó a 28 el número de clases de formaciones.

Existe, naturalmente, la posibilidad de subdividir estos grandes tipos fisionómicos en unidades concebidas florísticamente, tal como hicieron los mismos BROCKMANN y RÜBEL y después otros, hasta M. MARTIN (1961); de todos modos, esta subordinación de unidades florísticas precisas, a unidades fisionómicas poco precisas, es un procedimiento no demasiado aconsejable que ha de conducir necesariamente a la distanciación de comunidades florísticamente próximas.

Los tipos fisionómicos citados anteriormente pueden utilizarse convenientemente para la caracterización a grandes trazos de amplias zonas terrestres. Pue-

den también emplearse en regiones poco investigadas taxonómicamente para la delimitación de zonas y pisos de vegetación. Sirven así mismo para mostrar convergencias estructurales de vegetación, tal como han hecho RICHARDS (1952), para las pluviisilvas tropicales, y DANSEREAU (1957), para los bosques húmedos templados.

Convergencias amplias pueden extenderse incluso a comunidades vegetales del pretérito. La flora oligocénica de Twickenham (Oregón) estudiada profundamente en 1956, y que data de hace unos diez millones de años, parece corresponder ecológicamente a los bosques de *Sequoia* de California septentrional y a los bosques de *Metasequoia* y *Cercidiphyllum* de China central, y en algún grado coincide incluso taxonómicamente (CHANEY, 1956).

III. Comunidades de Criptógamas

A) Comunidades de musgos y líquenes

Los musgos y los líquenes se entremezclan a muchas comunidades de espermatófitos, pero pueden también presentarse aisladamente formando comunidades o acompañándose por un pequeño número de plantas superiores. Las comunidades de criptógamas de gran extensión son características de las zonas frías, de climas desfavorables, de las turberas y tundras de los países hiperbóreos, de los ventisqueros y lugares expuestos al viento en las altas montañas, pero también lo son de comunidades de suelos que han dejado de cultivarse, suelos acidificados y de la superficie de las rocas.

Organización. La investigación de las asociaciones de musgos y líquenes se inicia con el examen de la organización de la comunidad, al igual que en el caso de la vegetación de plantas vasculares, que tiene un mayor grado de organización. Debe considerarse la vitalidad y la sociabilidad de las especies junto a la estructura biótica y a las relaciones cuantitativas. En la elaboración y ordenación sistemática de las tablas son válidas las mismas normas que para la vegetación superior.

Comunidades de los pequeños espacios. Son comunidades monostratificadas de criptógamas que pueden incluirse dentro de unidades más amplias equivalentes a sociaciones, alianzas o sinusias, o bien pueden equipararse a las asociaciones de las comunidades de espermatófitos. Sería conveniente disponer de un convenio acerca del lugar que hay que asignarles, así como de la denominación de las comunidades de pequeños espacios, que bajo unas mismas condiciones se presentan siempre en el interior de determinadas asociaciones, sin que pueda demostrarse directamente su dependencia de las mismas (véase DU RIETZ, 1954; HÖFLER, 1959).

Los trabajos de DU RIETZ, OCHSNER, ED. FREY, BARKMAN, KLEMENT, HÖFLER y NAKANISHI pueden servir de ejemplo para investigaciones sinecológicas que se ocupen del estudio causal de las condiciones del hábitat, de la economía vital y de las manifestaciones vitales en estas comunidades de criptógamas de pequeño volumen. FREY (1959) ha sido el primero en reconocer con base firme las relaciones de competencia entre las especies de líquenes.

El estudio de las condiciones de desarrollo y de sucesión en el campo de las comunidades de criptógamas coincide en principio totalmente con el de las comunidades superiores; la representación gráfico-sistemática es la misma (véase HERZOG y HÖFLER, 1944). Muchas veces estas comunidades se presentan como primeros colonizadores de suelos pobres al comienzo de una serie evolutiva; la vegetación criptogámica prepara el terreno para la colonización posterior por comunidades superiores (véase pág. 588). Pero los musgos, los líquenes y las algas tienen también un papel importante en estas últimas, sobre todo allí donde el suelo o la atmósfera son húmedos, donde también se presentan mezclas. Por ello es aconsejable el trabajo de conjunto entre especialistas en espermatófitos, musgos y líquenes.

El número de las descripciones de comunidades formadas exclusivamente por musgos y líquenes se ha multiplicado de tal modo en los últimos decenios que tenemos que conformarnos con indicar algunos de los trabajos más importantes y en los que se tratan cuestiones teóricas:

ALLORGE (1922), ED. FREY (1923, 1933, 1956), HILITZER (1925), ED. FREY y OCHSNER (1926), OCHSNER (1928, 1934, 1954), DES ABBAYES (1934, 1951), DU RIETZ (1930), CAIN y SHARP (1938), DUVIGNEAUD (1939), MATTICK (1951), GALINOU (1955), KLEMENT (1949, 1955, 1958, 1959), POLT (1954), OBERDORFER (1957), BARKMAN (1950, 1958), BORNKAMM (1958), HÜBSCHMANN (1953, 1955, 1957, 1960), AHTI (1959), ROGER MOLINIER (1959), SCHUBERT y KLEMENT (1961), IWATSUKI (1960), NAKANISHI (1962). La lista podría ampliarse.

KLEMENT (1958) da una revisión acerca de las comunidades centroeuropeas de líquenes basada en la escuela de Zürich-Montpellier. KLEMENT propone también un Prodromus de estas comunidades.

B) Comunidades de hongos

Las comunidades de hongos y algas se han estudiado poco debido a las dificultades de determinación y también porque inventarios efectuados en un solo momento no dan una idea exacta de su composición y, por último, debido a la complicación de los procesos de toma de inventarios; todo ello a pesar de su importancia desde el punto de vista práctico y sanitario.

Comunidades de macromicetes. El estudio fitosociológico de los hongos deja aún mucho que desear, a pesar de que hace mucho tiempo que se conoce su dependencia con respecto a las comunidades forestales.

LAGARDE indica ya a principios de siglo la presencia de 118 hongos en el hayedo del Aigoual (el *Fagetum gallicum conopodietosum*) entre 1000 y 1500 m, muchos de los cuales están íntimamente ligados a esta comunidad forestal en los Cevennes.

Debemos sobre todo a HÖFLER (1938, 1954, 1955, 1962) el establecimiento de las líneas rectoras de la sociología de los hongos. HUECK (1953) hace una revisión profunda del desarrollo de la metodología micosociológica.

Las agrupaciones características de hongos pueden interpretarse de dos modos; HÖFLER (1938, 1955), HUECK (1953), PIRK y TÜXEN (1957a) las consideran dentro de la comunidad mayor forestal como una pequeña comunidad dependiente; LEISCHNER-SISKA (1939), FAVRE (1948), MEISEL-JAHN y PIRK (1955), HEINEMANN (1956), PIRK y TÜXEN ј1957b), APINIS (1960) y NESPIAK (1959, 1962) las consideran, caso de que estén suficientemente caracterizadas, como

entidades equivalentes en categoría a la comunidad de espermatófitos. En cada caso hay que decidir cuál de los dos procedimientos dará mejores resultados.

El segundo procedimiento se recomienda allí donde se conozcan las asociaciones en detalle.

Se podría preguntar ¿por qué no se han incluido las comunidades de hongos dentro de las comunidades dependientes? Se puede contestar que la dependencia de los hongos frente a otros organismos o comunidades de organismos es difícil de reconocer y no es siempre continua. Sin embargo, algunas reuniones de hongos y de algas pueden considerarse sin más como comunidades dependientes.



FIG. 87. Corro de brujas en un bosque de pino albar de Rüdersdorf, predomina *Clitocybe pithyophila.* (Foto ARNDT.)

Relaciones de dependencia. En las comunidades forestales se pueden determinar las siguientes relaciones de dependencia de los hongos:

1. Parasitismo.
2. Saprofitismo de hongos sobre partes vegetales muertas.
3. Saprofitismo sobre restos vegetales caídos sin preferencias concretas (hojarasca, pequeñas ramas, pinocha).
4. Unión débil del hongo que forma micorrizas peritróficas al árbol vivo.
5. Micorrizas ecto y endotróficas (HÖFLER, 1955).

Corros de brujas. Los corros de brujas que se presentan en los bosques y prados representan una forma especial de dependencia de comunidades fúngicas constituidas por una sola especie (Fig. 87).

SHANTZ y PIEMEISEL (1917) dan una lista de más de 60 especies de hongos formadoras de estos corros. La causa reside en la transformación parcial de los

componentes orgánicos del suelo en amonio, que será transformado por los bacterios primero a nitrito y luego a nitrato. Cuando mueren los micelios del hongo tiene lugar una transformación bacteriana a amonio, que luego pasará a nitrato. Los acúmulos de nitrato estimulan el crecimiento de gramíneas, lo cual requiere a su vez un grado elevado de humedad; si este requerimiento no puede ser satisfecho, conducirá a la muerte de las gramíneas y de sus plantas acompañantes. El suelo libre es entonces colonizado por una vegetación de malas hierbas, a la que seguirá, a través de diversos estados intermedios, la comunidad permanente de la pradera baja. La figura 88 aclara todo el proceso fitobiótico de sucesión que tiene lugar en la asociación de *Bouteloua* y *Bulbilis dactyloides* (pradera baja) bajo la influencia de *Agaricus tabularis*.

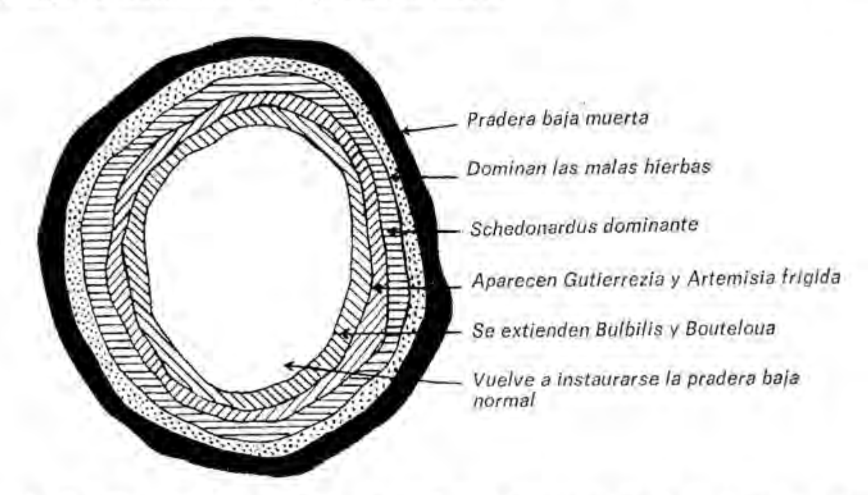


FIG. 88. Estadios de la sucesión de la pradera baja que se produce después de la descomposición del corro de brujas de *Agaricus tabularis* (según SHANTZ y PIEMEISEL, 1917.)

Constitución de asociaciones. Lo mismo que en la delimitación de las asociaciones de las plantas vasculares, hay que considerar también en el estudio de las asociaciones de hongos en primer lugar el principio de fidelidad. Bajo un mismo estrato superior puede variar en gran manera la vegetación de hongos. De la comparación entre el *Fagetum gallicum conopodietosum* del Aigoual (Cevennes) y el *Fagetum praealpinum* investigado por LEISCHNER-SISKA se deducen las diferencias en especies de la vegetación fúngica entre dos comunidades de hayas, una sobre un substrato silíceo y la otra sobre un suelo calcáreo. De los 118 macromicetes del hayedo del Aigoual sólo aparecen unos 30 en el *Fagetum praealpinum* de Salzburgo.

Por el contrario, la vegetación pobre en hongos de lugares que han sufrido un incendio, investigada en muchos puntos de Alemania por PIRK (1950), muestra una gran homogeneidad. Se diferencia claramente la vegetación de hongos que crece sobre carbón de madera de árboles planifolios, de la que lo hace sobre el de coníferas.

NESPIAK (1959) ha realizado importantes investigaciones en la vegetación de hongos del bosque natural de Bialowieza. Determinó no menos de 425 macro-

micetos en nueve asociaciones distintas de plantas leñosas. Estudió la composición específica, la frecuencia de los esporocarpos y la sociabilidad de los hongos por estimación en cuadrados permanentes de 100 m² cada mes, desde abril a octubre, durante dos años. Como al mismo tiempo se midieron los factores microclimáticos determinantes (temperaturas máxima y mínima, precipitaciones y evaporación), esta investigación de larga duración adquiere una importancia especial. Por una parte muestra las relaciones que existen entre la flora fúngica y las asociaciones forestales (dentro de la zona de macroclima homogéneo), y por otra parte las diferencias sustanciales entre el desarrollo de los hongos de un año a otro.

Del curso de las curvas anuales se deduce claramente la influencia de las precipitaciones sobre el desarrollo de los hongos.

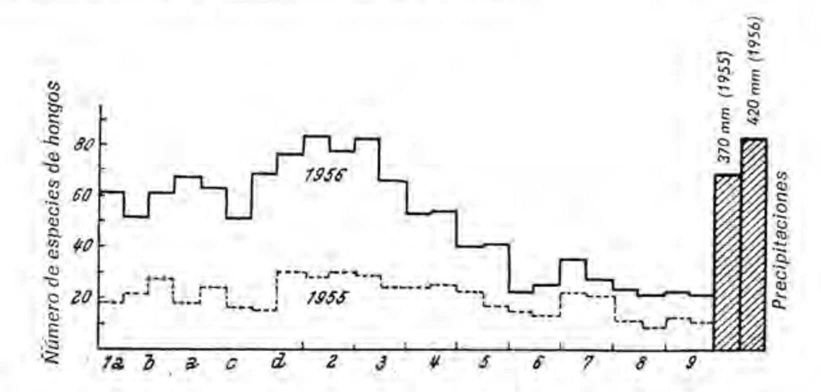


FIG. 89. Número de especies de hongos en las superficies permanentes (de 100 m² cada una) de las asociaciones investigadas (según NESPIAK, 1959, pág. 97).

1 *Querco-Carpinetum medioeuropaeum*
 a *corydaletosum*
 b *stachyetosum silvaticae*
 c, d *caricetosum pilosae*
2 *Pino-Quercetum serratuletosum*
3 *Pino-Vaccinietum myrtilli*
4 *Querco-Piceetum*
5 *Alnetum glutinosae typicum*
6 *Circaeo-Alnetum*
7 Asociación de *Salix aurita* y *Frangula alnus*
8 *Pino-Vaccinietum uliginosi*
9 *Sphagnetum medii pinetosum*

LEISCHNER-SISKA (1939) ha representado también mediante curvas observaciones que indican la dependencia de la curva que relaciona el número de especies y el área con respecto a la temperatura y a las precipitaciones.

FAVRE (1948) ha estudiado intensamente la vegetación fúngica de las turberas de *Sphagnum* y considera las condiciones de acidez del suelo como el factor más importante que influye sobre la vegetación de hongos.

PIRK y TÜXEN (1957) describen comunidades de hongos específicas de hábitats particulares, como la asociación de *Coprinus ephemeroides* que se desarrolla sobre el estiércol reciente de los pastizales húmedos de la Alemania septentrional y también una asociación perteneciente a la clase de las comunidades de hongos que habitan sobre la madera, el *Trametetum gibbosae*, propio de los tocones de haya en descomposición.

Aspectos fúngicos. En la micosociología hay que contar siempre con la aparición de aspectos que están sometidos a un rápido cambio y cuya sucesión no

depende tan sólo de la época del año, sino que de un modo complicado depende también de las variaciones climáticas y edáficas, de modo que puede hablarse de verdaderos aspectos de humedad, de sequía, de calor o de frío.

HÖFLER aporta nuevos datos al conocimiento de los aspectos temporarios de los hongos, tratados ya por FRIEDRICH (1940, 1954) y por el mismo HÖFLER (1954, 1962) y GUMINSKA (1962). A lo largo del año se desarrolla una serie de aspectos influidos por el estado del tiempo meteorológico; pero sobre la misma superficie se presentan en el mismo momento de distintos años esporocarpos muy diferentes.

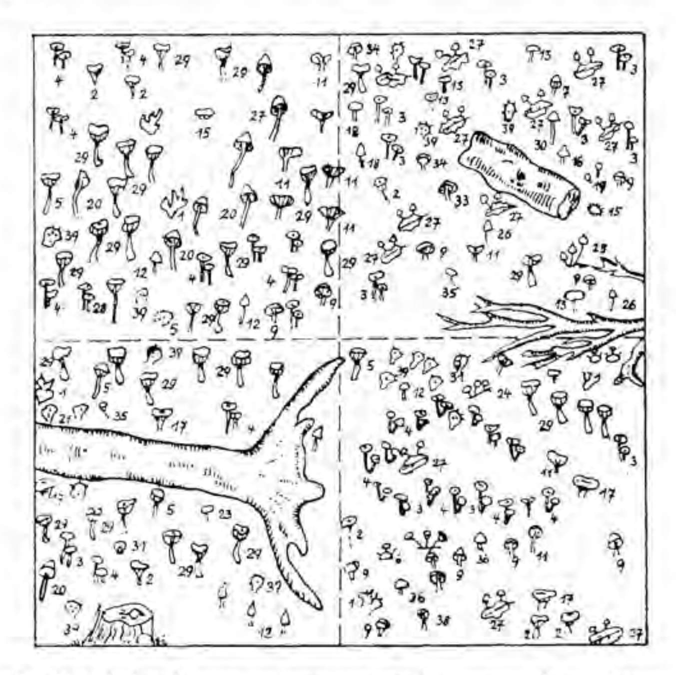


FIG. 90. Distribución de los hongos en una superficie muestra de un bosque, primeros de septiembre; cuatro cuadrados de 25 m² (según CASTUCHIN y NIKOLAJEVSKAJA, 1953). Las cifras se refieren a distintas especies de hongos.

La mejor forma de expresar los ritmos de la vegetación fúngica consiste en representar esquemáticamente la aparición más o menos abundante de las especies a lo largo del año (HÖFLER, 1954, pág. 377).

Si en el inventario de las plantas verdes de una comunidad quieren incluirse los hongos observados, deberá indicarse el aspecto fúngico siempre que sea posible. HÖFLER (1962) distingue entre aspecto máximo, el de mayor producción en peso, y aspecto óptimo, el aspecto con mayor número de especies.

Las observaciones de GUMIŃSKA (1962) a lo largo de varios años en cuadrados permanentes establecidos en los hayedos polacos confirman y amplían las investigaciones de HÖFLER acerca de la dependencia de los aspectos fúngicos respecto a las precipitaciones, a la humedad del suelo y al calor. La autora distingue tres aspectos principales en los hongos del hayedo, según las relaciones de dominancia: aspecto de *Boletus* de finales de julio a mediados de agosto, un

aspecto de *Russula* de finales de agosto a mediados de septiembre y un aspecto de *Amanitopsis vaginata* del 10 al 20 de septiembre.

La representación gráfica del espectro fenológico en el *Fagetum carpaticum* proporciona un cuadro muy expresivo de la distribución de los hongos en el curso del año. A un año pobre en hongos suele sucederle otro rico en ellos.

La distribución espacial de los hongos y su complicación se ve reflejada en la representación gráfica de la vegetación de macromicetes sobre una superficie de bosque de 100 m² dada por CASTUCHIN y NIKOLAJEVSKAJA (1953). Se trata del aspecto autumnal (Fig. 90).

Método de inventario. En la investigación de las comunidades de hongos puede utilizarse el número de individuos o el peso de los hongos en lugar del grado de cobertura.

LEISCHNER-SISKA (1939), NESPIAK (1959) y GUMINSKA (1962) se conforman con indicar la abundancia y el grado de cobertura de los esporocarpos, estimado según la escala empleada para las fanerógamas (+, 1 a 5). Para la sociabilidad utilizan las cifras de 1 a 5 (1 para los que crecen aisladamente y 5 para las grandes acumulaciones). En la descripción de las condiciones del hábitat no hay que olvidar de ningún modo el tipo de suelo ni el substrato geológico; deben indicarse también la vitalidad y fertilidad de los hongos.

En los inventarios de las comunidades de macromicetes hay que investigar detenidamente superficies de 100 m² como mínimo. Tal como HÖFLER indica (1955), esta extensión es aún demasiado pequeña para incluir la lista total de especies de la asociación, por lo que deben anotarse también las especies que se presenten dentro del mismo bosque fuera de la superficie delimitada.

Debe indicarse también el substrato, sobre el que viven los hongos y distinguir entre suelo desnudo, cubierto de gramíneas o cubierto de musgos (S), las hojas planas (P), los restos de ramas (R), restos de madera (M); según los casos, también se indicarán otros substratos (HUCK, 1953; COOKE, 1955).

C) Comunidades de algas adnatas

Las comunidades de algas pueden vivir fijas a un substrato, en suspensión en el agua o en la nieve, o bien habitar en el suelo (edafófitos; véanse págs. 190 a 193). Sabemos poco acerca de las comunidades de algas adherentes al substrato; su individualización es pequeña.

Comunidades de algas y musgos. Es muy frecuente que las algas convivan con musgos, hepáticas, líquenes y también con plantas superiores. El *Pleurococcetum*, el *Prasioletum crispae* y el *Trentepohlietum abietinae* son comunidades epifíticas de algas que se establecen sobre troncos de árboles (véase OCHSNER, 1928; BARKMAN, 1958). MARGALEF (1949) ha investigado comunidades compuestas casi exclusivamente o totalmente por algas adhesivas al suelo. Da también un método para su investigación cuantitativa.

HÖFLER y FETZMANN (1950) han descrito mezclas de algas y comunidades de musgos en Karawanken. Las rocas dolomíticas rezumantes o humedecidas por el goteo constante se cubren de *Cratoneuron commutatum*, en ellas sólo se encuentran además diatomeas y alguna *Anabaena*. En otros lugares, el musgo *Hymenostylium curvirostre* forma almohadillas de color verde oscuro y, por último,

Scytonema myochrous y *Rivularia haematites* se unen con algunas diatomeas para formar una población de algas en la roca, que a menudo se distingue claramente de las poblaciones de musgos. A este Watt de *Scytonema* y *Rivularia* se unen *Cratoneuron commutatum, Preissia commutata* (rara) y *Nostoc*.

Un «*Scytonemetum*» forma también los singulares trazos negros, como de tinta, en las rocas calizas del Tirol meridional, en aquellos lugares donde la lluvia o el agua del deshielo va rezumando. Esta población de algas forma una «microasociación» junto con la sinusia de musgos de *Crotoneuron* e *Hymenostylium;* en ella puede también desarrollarse *Pinguicula alpina;* algas y musgos ocupan la misma proporción de superficie (véase pág. 343).

Vegetación de los derrames de savia. Esta vegetación ha sido poco estudiada hasta el momento. Se compone de algas y hongos, con predominio de los hongos inferiores en su composición y se implanta sobre los tocones justo después de la corta. En Finlandia meridional se compone, entre otras, de especies de *Endomyces, Saccharomycodes, Saccharomyces* y *Fusarium,* de *Mucor racemosus,* de *Oidium lactis,* etc., y bacterios. A continuación aparecen las algas (*Nostoc, Chlorococcus*) y en seguida también musgos y líquenes aislados, que constituyen la asociación de *Cladonia botrytis* y *Parmelia furfuracea* (KROHN, 1924).

Comunidades adnatas submarinas. Las dificultades para realizar inventarios de la vegetación submarina son considerables y su investigación se encuentra, por tanto, en sus inicios. ROGER MOLINIER (1960) da un resumen de las pocas asociaciones mediterráneas descritas hasta ahora por OLLIVIER (1930) y por FELDMANN (1937). Junto con J. PICARD ha investigado las comunidades litorales de algas en la costa de Marsella (1953) y las del cabo Corso en el norte de Córcega (1960); ha distinguido una serie de asociaciones fotófilas, esciófilas y nitrófilas que ordena dentro de varias alianzas y órdenes.

En las comunidades submarinas adnatas viven plantas y animales en una unión tan estrecha que parece indicado desde un principio tratar la «biocenosis» que incluye todos los seres vivos como una unidad que puede estudiarse de acuerdo con los métodos fitosociológicos de la escuela de Zürich-Montpellier. La inclusión de los animales requiere de todos modos una adaptación del método de toma de inventarios.

Al mismo nivel que la vegetación de algas hay que situar las comunidades submarinas compuestas por fanerógamas dominantes, que se han distinguido como *Posidonietum oceanicae* y *Udoteo-Peyssonnelietum*. MOLINIER considera al *Posidonietum* como una biocenosis climácica submarina.

Las comunidades adnatas de las orillas son más fáciles de reconocer, tal como han hecho KORNÁS y MEDWECKA-KORNÁS (1950) y KORNÁS, PANCER y BRZYSKI (1960) en la bahía de Danzig, DEN HARTOG (1959) en la costa holandesa y PIGNATTI (1962) en el Lido veneciano. Los investigadores polacos distinguen cuatro alianzas con siete asociaciones; DEN HARTOG habla de formaciones, asociaciones (de las que reconoce más de dos docenas) y de sociaciones; PIGNATTI describe cuatro asociaciones de algas en los muelles y diques de Venecia, las cuales se ordenan formando zonas que van desde 30 cm por encima del nivel medio del mar hasta profundidades de 2 a 6 m. Actualmente no podemos pensar todavía en una comparación de las comunidades litorales de algas de las distintas costas, aunque sería muy deseable.

D) Comunidades de seres en suspensión en el agua

A pesar de que C. SCHRÖTER diferenciara ya en 1896 a la flora en suspensión como una comunidad particular, continúan aún muy mal conocidas estas comunidades de seres en suspensión en el aire y en el agua; se componen de organismos vegetales y animales inferiores —se trata de biocenosis—.

La temperatura, el grado de acidez, el contenido del agua en sales y en nutrientes son determinantes para la formación de comunidades de seres planctónicos.

Considerando los nutrientes, se distinguen tres grandes tipos de aguas continentales: eutróficas (ricas en nutrientes), oligotróficas y distróficas (pobres en nutrientes) con comunidades vegetales claramente distintas (véanse THIENEMANN, 1926; MESSIKOMMER, 1942).

THRAMS y STOLL (1938) han intentado aclarar las relaciones entre el contenido en nutrientes de las aguas marinas y el fitoplancton en las aguas de fondo de Rügen (mar Báltico). Llegaron a la conclusión de que estas relaciones sólo son demostrables con los métodos actuales de investigación subacuática, aún poco perfeccionados, en el momento del desarrollo máximo del plancton en las zonas de eutrofia máxima.

Estructura del plancton. Al igual que en las comunidades de alto grado de organización, pueden discutirse también en el plancton los problemas de densidad, dominancia, modo de distribución, vitalidad, estratificación, periodicidad, grado de presencia y fidelidad a la comunidad. Las definiciones dadas para las comunidades de plantas superiores pueden aplicarse igualmente a las comunidades planctónicas.

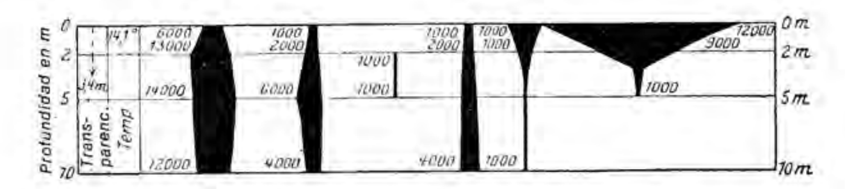


FIG. 91. Distribución del plancton en el lago de Zürich, junto a Rapperswil, el 17 de octubre de 1924 (según STEINER, 1925). Número de individuos o colonias por litro de agua.

DENIS (1925, pág. 72) considera muy importante la determinación de la vitalidad y del estado de desarrollo de las especies (estado vegetativo, zoósporas, aplanósporas, etc.). Según él, en las algas la vitalidad y la abundancia se encuentran íntimamente relacionadas. Para la representación de la estratificación lo mejor es utilizar el esquema de bloques (véase Fig. 91).

La ciencia que estudia el plancton del mar y de las grandes masas de agua se ha convertido en un campo de investigación independiente debido a su enorme importancia económica y también a la gran especialización en los métodos utilizados. Ha quedado, sin embargo, muy retrasada con respecto al resto de la Botánica, a pesar de que va recuperando constantemente terreno. Tal como indica TAYLOR (1959), miles de especies necesitan todavía una descripción y

muchas partes de la Tierra casi no se han estudiado desde el punto de vista planctónico.

Periodicidad del plancton. Desde que se conoce la importancia del plancton para la vida en el mar y en los grandes lagos, se ha desarrollado un gran interés por el estudio de su evolución anual. Se representa de un modo semejante al de la estratificación. Las curvas indican las oscilaciones temporarías y entre los distintos años (Fig. 92). Hay que dejar abierta la cuestión de hasta qué punto estas oscilaciones de un año a otro son aspectos diferentes o comunidades que se sustituyen. FINDENEGG (1944) considera a cada uno de los lagos de Carintia como una asociación planctónica particular; hay que admitir con él

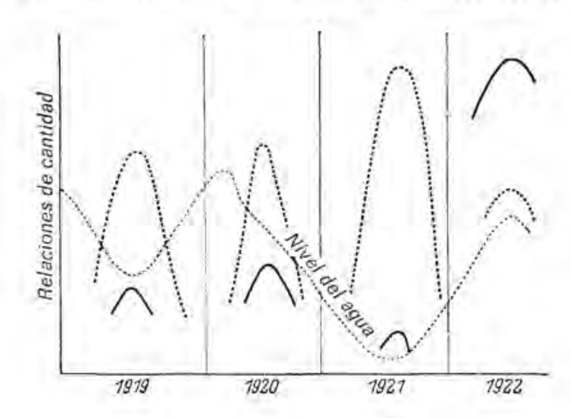


FIG. 92. Oscilaciones anuales del plancton en un charco en Fontainebleau (según DENIS). ⌒ Cantidad total de Desmidiáceas; ··· íd. de Protococales.

que en los pequeños lagos la composición en especies de unas mismas asociaciones está sometida a variaciones a lo largo del año. Sólo se presentará una auténtica sucesión cuando haya una variación en la calidad del agua, en el clima o en ambos a la vez (véase, sin embargo, pág. 178).

Vegetación de algas de los charcos. En los charcos los seres planctónicos conviven en estrecha relación con plantas superiores y muchas veces forman íntimos consorcios con musgos y plantas vasculares. La vegetación de algas de estos charcos constituye en cierto modo un lazo de unión entre las comunidades de plantas y animales que se desarrollan de un modo entremezclado o contiguo. De aquí surge la cuestión: ¿Las algas son componentes de la vegetación de macrófitos o son comunidades independientes de pequeño volumen subordinadas a las de volumen mayor?

ALLORGE (1922), MESSIKOMMER (1927, 1942), MARGALEF (1947), HÖFLER (1937, 1955), FETZMANN (1961), HÖFLER y FETZMANN (1959) apoyan este último punto de vista, mientras que GUINOCHET (1947) y en parte también VAN DER HOEK (1960) consideran a las algas no adnatas dentro de las grandes comunidades, porque al incluirlas en ellas se ponen mejor de manifiesto las diferencias entre las asociaciones.

Ambos autores añaden a las tablas de asociación basadas en las fanerógamas las algas, que de hecho son muy distintas en las diferentes comunidades implicadas (véase también VAN MAEL, 1949).

Como las comunidades planctónicas dependen poco o nada de las de plantas superiores radicantes, normalmente se sigue el criterio de ALLORGE de tratar-

las por separado e incluirlas en unidades superiores distintas; así, el *Potametum* y el *Scirpo-Phragmitetum* comparten el espacio con comunidades muy determinadas de seres planctónicos. De todos modos, resulta dudoso hasta qué punto se trata de comunidades dependientes o simplemente subordinadas.

Plocon. El «plocon» (MARGALEF) ocupa una posición intermedia entre las comunidades en suspensión y las de organismos adnatos; es una comunidad abierta, fija normalmente al substrato y que alcanza varios centímetros de altura.

El vivir fijo no es decisivo para la vida de la comunidad; las comunidades de «plocon» pueden permanecer libremente en suspensión sin perder en absoluto su carácter. La figura 93 muestra dos asociaciones de plocon de las aguas de Barcelona.

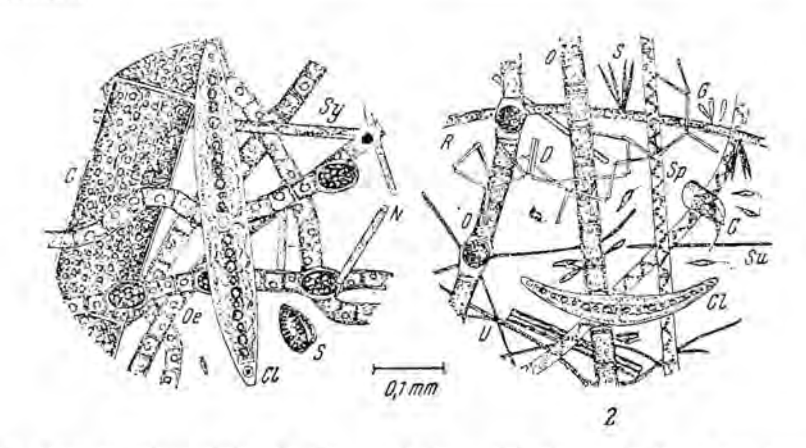


FIG. 93. Aspecto microscópico de dos asociaciones del plocon de Barcelona (según MARGALEF, 1947): *1*, predomina *Cladophora fracta* (*C*) y *Oedogonium fonticola* (*Oe*). Siguen: *Closterium acerosum* (*Cl*), *Nitzschia linearis* (*N*), *Synedra ulna* (*Sy*) y *Surirella ovalis* (*S*). *2*, *Oedogonium capilliforme* (*O*), *Spirogyra sp.* (*Sp*), *Rhizoclonium hieroglyphicum* (*R*), *Ulothrix variabilis* (*U*), *Diatoma elongatum* (*D*), *Synedra ulna* (*Su*), *S. affinis* (*S*), *Gomphonema sp.* (*G*), *Closterium moniliferum* (*Cl*), *Colurella bicuspidata* (*C*).

LUTHER (1954) describe una asociación de plocon con algas y líquenes poco conocida, pero muy extendida en aguas ricas en electrólitos de Finlandia; la denominada *Rheithrophilo-Hildenbrandietum*. Son especies características de la misma *Hildenbrandia rivularis*, *Verrucaria rheithrophila* y *V. aquatilis*.

Comunidades de algas de aguas dulces. La asociación de *Micrasterias truncata y Frustulina saxonica* descrita por primera vez por DENIS (1925) en las turberas de los altos Pirineos es muy próxima asimismo a las comunidades de plocon; MESSIKOMMER (1942) la reconoce también en una turbera de Davos.

DENIS (1926) y MESSIKOMMER (l. c.) tratan las condiciones de vida de las comunidades de algas en suspensión en las aguas dulces.

MESSIKOMMER ha intentado reconocer asociaciones de algas en las aguas alpinas y subalpinas. Los resultados que alcanzó deben considerarse de momento como provisionales, porque pudo estudiar muy pocos representantes de dicha vegetación. El inventario de la comunidad de una laguna de turbera alta (Schlenke) de un bosque en Laret (profundidad del agua de 4 a 10 cm, *p*H 5,5)

corresponde según él a la comunidad de *Micrasterias* y *Frustalina saxonica* de ALLORGE; la lista de especies es la siguiente:

Chroococcus turgidus
Stigonema ocellatum
Hapalosiphon fontinalis
Gloeodinium montanum
Peridinium umbonatum var. inaequale
Frustulina saxonica
Navicula subtilissima
Pinnularia subcapitata var. hilseana
Pinnularia microstauron
Chlorobotrys regularis
Netrium digitus
Netrium oblongum
Closterium abruptum
Tetmemorus laevis
Euastrum binale var. gutwinskii
Euastrum goyanum forma
Euastrum didelta
Cosmarium amoenum
Cosmarium cucurbita
Cosmarium pygmaeum
Cosmarium sphagnicolum
Arthrodesmus incus var. boergesenii
Arthrodesmus octocornis
Staurastrum margaritaceum
Staurastrum paradoxum var. parvum
Staurastrum scabrum
Staurastrum senarium var. nigrae-silvae
Bambusina borreri

Faltan aún por precisar con más exactitud las condiciones ecológicas de esta asociación.

MESSIKOMMER encontró «sin dudas y repetidamente» en torno a Davos una comunidad semejante con muchas desmidiáceas, descrita por ALLORGE (1925) bajo el nombre de asociación de *Staurastrum acarides* y *Cosmarium nasutum* en la cuenca de París.

Damos las *especies características* de la larga lista sintética de la misma:

Cosmarium annulatum
Cosmarium ann. var. elegans
Cosmarium arctoum
Cosmarium asphaerosporum
Cosmarium caelatum
Cosmarium cucurbitinum
Cosmarium curtum
Cosmarium microsphinctum
Cosmarium nasutum
Cosmarium obliquum
Cosmarium pokornyanum
Cosmarium pseudarctoum
Cosmarium pseudopericymatium
Cosmarium quadratum var. willei
Cosmarium tetragonum var. davidsonii
Tetmemorus minutus
Staurastrum acarides
Staurastrum insigne
Staurastrum kjellmanii
Staurastrum lanceolatum

La vegetación alpina y subalpina de algas es extremadamente sensible al contenido en cal y a la acidez del agua, mucho más que la vegetación de fanerógamas. La comparación entre dos comunidades de algas, una de aguas ricas en cal con un *p*H de 7,6 y con 52 especies, y la otra de aguas pobres en cal, ácidas (*p*H 5,9), con 43 especies de algas, no dio ni una sola especie común (l. c., pág. 265).

Incluso en los ventisqueros más altos, a 2500 y 2600 m, se encuentran más de dos docenas de diatomeas y unas pocas clorofíceas.

LIEDE (según ZIMMERMANN, 1960) describe las comunidades del lago Feder en Tübingen, así como sus condiciones de vida. En el pequeño lago Feder prosperan un total de casi 600 especies de algas que en verano forman capas algodonosas de varios cientos de metros de diámetro en la superficie del lago. *Zygogonium ericetorum* forma frecuentemente una cubierta afelpada sobre los suelos ácidos de las lagunas de agua dulce.

La comunidad de algas de las aguas muertas investigada por FETZMANN (1961) en el Danubio (por Viena), no varía mucho a lo largo del año y se conserva bien incluso en invierno bajo el hielo y comprende más de 140 especies. Su hábitat es destruido al producirse avenidas de agua y la comunidad sólo se regenera a partir de las células y restos de filamentos cuando se retira el agua.

Frente a esta riqueza en especies, la flora de algas de la verdadera turbera alta se muestra extremadamente pobre en especies y ello se debe al parecer



FIG. 94. Costra de algas al borde de una laguna en el delta del Ebro. (Foto JENNY-LIPS y BR.-BL., excurs. S.I.G.M.A.)

a la ausencia de lagunas, ya que entre los esfagnos húmedos se multiplican muy pocas algas (FETZMANN, 1961). Sin embargo, GITTINGER pudo encontrar más de 100 especies en las turberas altas de la alta Suabia (citado en ZIMMERMANN, 1960); predominan las desmidiales.

Comunidades de lagunas salobres. Las comunidades de algas halófilas de sulfatos descritas por VAN DEN HOEK en las lagunas de Montpellier corresponden a un espacio vital completamente distinto. Aparecen en parte mezcladas con fanerógamas (*Chaetomorpho-Ruppietum*, comunidades de *Zostera nana* y *Chaetomorpha linum*, de *Potamogeton pectinatus* y *Chara baltica*) y en parte son independientes, como la comunidad de *Gomontia polyrhiza* e *Hyella caespitosa*, que perfora las valvas de *Cardium*, y el *Lyngbyo-Microcoleetum* del cieno salino con sulfobacterios rojos e incoloros (véase también pág. 178).

De vez en cuando se desprenden grandes masas de plantas acuáticas, en su mayoría algas, y quedan estratificadas por acción de las olas en acúmulos o montones. Entre los restos en descomposición se desarrollan los sulfobacterios purpúreos, que dan una coloración rojo sangre al fondo. Los sulfobacterios (*Thiospirillum jenense, Chromatium okeni*) tienen su óptimo de crecimiento a una

luminosidad baja. La oxidación del sulfhídrico alcanza ya una saturación luminosa a 2000 lux (SCHLEGEL, 1962).

El *Lyngbyo-Microcoleetum* con *Microcoleus chtonoplastes, Lyngbya aestuarii, Calothrix scopulorum*, etc., como comunidad colonizadora inicial, forma, después de la desecación, costras de algas que se rompen en forma de tablero de ajedrez sobre los suelos fangosos que se desecan temporalmente de las lagunas salobres del Mediterráneo (Fig. 94).

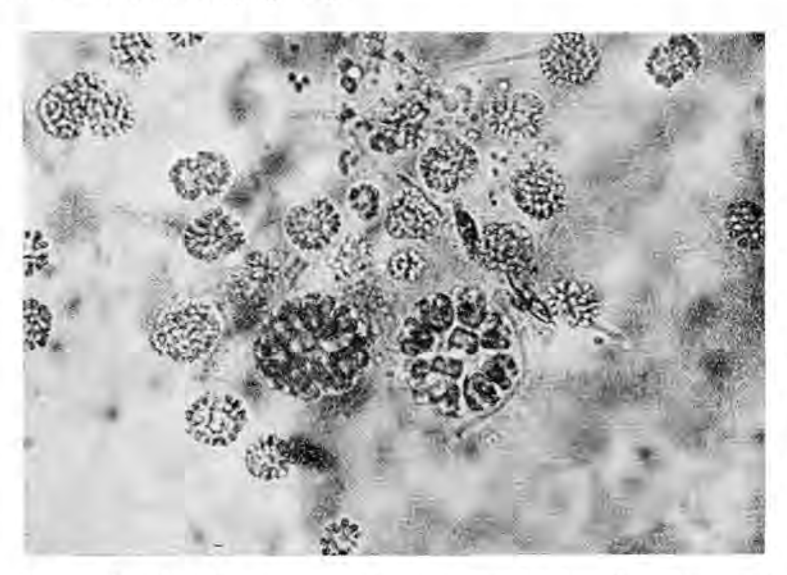


FIG. 95. Comunidad de algas de un charco de Szerdahely: *Gomphosphaeria aponina* (grande) y *Gomphosphaeria lacustris* (pequeña) (HÖFLER y FETZMANN, 1959).

ALEEM y SCHULZ (1952) describen comunidades próximas del canal que une al Báltico con el mar del Norte. Estas comunidades viven fijas, formando zonas superpuestas en las construcciones del canal. De arriba a bajo son:

1. Comunidad de Cianofíceas (*Lyngbyion*), próxima al *Lyngbyo-Microcoleetum* de las lagunas de Francia meridional.
2. Comunidad de *Urospora* y *Ulothrix.*
3. Comunidad de *Entheromorpha.*
4. Comunidad de *Diatomeas.*

En el conjunto de especies características se encuentra aquí también *Oscillatoria* junto a *Lyngbya:* también pertenecen a este grupo *Spirulina major* y *Euglena adhaerens.*

El hábitat se caracteriza por concentraciones altas de Na, mínimas de Ca y pequeñas de Mg en el agua.

HÖFLER y FETZMANN (1959) describen bajo el nombre de *Lyngbya martensiana-Oscillatoria brevis* una comunidad afín propia de charcos muy alcalinos («Lachen») del lago del Neusiedl; el agua de estos charcos tiene un alto contenido en Na, cloruros y sulfatos y se caracteriza por una alta capacidad de fijar ácidos y por su poder conductor elevado. La comunidad debe incluirse en la alianza del *Lyngbyion* (Fig. 95).

GRAY pudo demostrar experimentalmente que se da una gran acumulación de bacterios en el suelo cenagoso del *Salicornietum* —él habla de una asociación de *Salicornia* y otra de *Halimione*— en la costa de Lincolnshire.

Métodos de investigación. VAN OYE (1937) propone un método que conecta con los métodos fitosociológicos de investigación y que permite incluir las investigaciones cuantitativas del plancton en lo que concierne a metodología y terminología dentro de la Biosociología general.

Se toman 100 litros de agua, se filtran y se indica la cantidad del seston. Al mismo tiempo se toma otra muestra de 10 litros, se filtra y se traslada el filtrado a una probeta, enrasándose ésta hasta 80 cm^3 con formaldehído diluido.

Se agita bien y se distribuye el contenido de la probeta en cuatro tubos de centrífuga de 20 cm^3; cada uno contiene un cuarto del seston de los 10 litros. Se centrifuga cinco minutos y se pipetean con precaución 15 cm^3 de uno de los tubos. Queda, por tanto, un cuarto del seston de 10 litros en 5 cm^3 de volumen. Se trasladan tres gotas de estos 5 cm^3 a un portaobjetos del modo más homogéneo posible; el portaobjetos tiene un cuadrado de 1 mm^2 de superficie dividido en 400 cuadrados. Se han de estudiar 10 de los cuadrados e indicar el número de individuos de cada una de las especies presentes en ellos.

Los porcentajes de las distintas especies hay que referirlos a cifras de (0,5) 1 hasta 10. Si la cantidad de individuos de una especie es excesivamente grande podrá utilizarse el símbolo ∞ (infinito), y si se presenta muy poco, una cruz (+). La rápida variación de las especies en el tiempo se pone de manifiesto en dos espectros del plancton en Weiher Assel (Holanda):

	Abundancia	
	18 de agosto	1 de sept.
Ceratium hirundinella	∞	∞
Synura uvella	5	.
Polyarthra platyptera	2	1
Anuraea cochlearis	1	6
Peridineae	0,5	.
Thiarthra longiseta	0,5	.
Diurella	0,5	.
Bosmina coregoni	.	1

MESSIKOMMER toma muestras colectivas de plancton en aguas libres de las turberas altas forestales, del resultado de exprimir y recoger el agua de fosas de *Sphagnum*, de exprimir y rallar macrófitos sumergidos, así como muestras del cieno del fondo. La distinción entre comunidades de seres que viven en suspensión y adnatas ofrecen, sin embargo, muchas dificultades.

BOHR (1962) ha investigado la vegetación de algas costeras del lago Mamry en Polonia central, basándose en MARGALEF y según el método de la escuela de Zürich-Montpellier.

Distingue un *Cladophorion* y un *Epithemietum litorale* de estructura determinada y de composición florística constante. Teniendo en cuenta el cambio periódico de las especies dominantes diferencia dos aspectos temporarios.

Biocenosis de Margalef. El conocimiento de las biocenosis de aguas dulces, que comprenden plantas y animales, ha alcanzado relevancia gracias especialmente a las profundas investigaciones de MARGALEF (1947, 1948, 1951, 1955, 1956 y 1961).

Las asociaciones, estudiadas también ecológicamente, se conciben con criterio exclusivamente florístico, del mismo modo que las comunidades superiores. Para la estima de la abundancia de los individuos, MARGALEF utiliza la escala de uso general (+, 1 a 5).

Según su punto de vista, las comunidades vegetales constituyen una buena base para considerar las comunidades de animales que viven en suspensión; se basa por ello en las unidades florísticas de vegetación para sus investigaciones acerca de las biocenosis. La crítica que puede hacerse a esta concepción es, según él, únicamente psicológica y depende principalmente del trabajo monótono y la paciencia que supone la confección de las tablas; de todos modos, ello se da igualmente en el estudio de las comunidades vegetales superiores.

MARGALEF describe más de 30 asociaciones del noreste de España y de las islas de Menorca, Mallorca e Ibiza, distribuidas en una docena de alianzas y varios órdenes. Las tablas publicadas en 1955 contienen los pequeños seres vivos animales junto con los vegetales. La mayoría de las asociaciones descritas se presentan tanto en el continente como en las islas.

MARGALEF distingue en las aguas corrientes del noreste de España las siguientes comunidades de algas:

Diatomion	*Ceratoneio-Hydruretum rivulare* *Diatomo-Meridionetum rivulare*
Melosirion	*Melosiretum rivulare* *Melosiretum fluviatile* *Eunotio-Fragilarietum rivulare*
Diploneidion	*Diploneietum fontinale* *Cladophoretum glomeratae* *C. glomeratae achnanthidietosum*

El autor indica (1953, pág. 3) en el estudio ecológico que todas las aguas investigadas en las indicadas islas mediterráneas son alcalinas, con un *p*H no inferior a 7,4; el de las que contenían sal alcanzaba valores que oscilaban entre 8 y 9.

Las amplias biocenosis de MARGALEF, el curso de un riachuelo, un charco, un lago, constituyen complejos de comunidades que contienen numerosas asociaciones ecológicamente distintas y contiguas o superpuestas.

La biocenosis del pequeño lago de Banyoles en Cataluña, por ejemplo, contiene las siguientes asociaciones:

Cyclotelletum, Cymbello-Mastogloietum lacustre, Schizothricetum, Cladophoretum crispatae, Charetum hispidae, Potametum perfoliati, Scirpo-Phragmitetum.

Las biocenosis que define MESSIKOMMER (1942, pág. 282) en sus estudios en las montañas ya no son tan amplias. Este autor opina que las comunidades de organismos no son lo suficientemente estrechas como para incluir sin lugar a dudas a los seres animales y vegetales dentro de una biocenosis única.

La descripción e investigación ecológica de las comunidades de algas y de bacterios es cada vez más imprescindible debido a la creciente contaminación de nuestras aguas.

E) Aeroplancton

La denominación aeroplancton para las comunidades de seres vivos del aire procede de MOLISCH (1920), que equipara a los organismos del aire con los del plancton acuático. Aún hoy día no se ha resuelto la cuestión de si puede mantenerse esta equiparación, porque no sabemos si hay organismos que necesiten imprescindiblemente la atmósfera libre para completar su ciclo vital o una parte del mismo, o bien si los organismos en suspensión en el aire representan sólo impurezas del mismo. Los trabajos más recientes a este respecto no acaban de especificarlo (GREGORY, 1961).

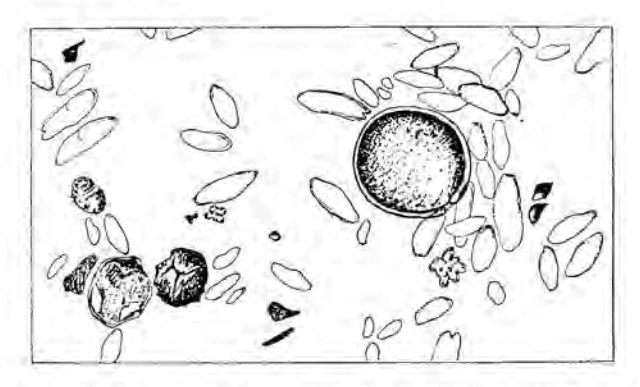


FIG. 96. Esporas aéreas con tiempo bueno, el 27 de junio de 1958 en Arkot, Berkshire (polen de gramíneas y ortigas, *Cladosporium*, *Epicoccum*, etc.). (Según GREGORY, 1961.)

Anhídrido carbónico en el aire. El aire atmosférico libre se compone de un 78% de nitrógeno, 21% de oxígeno y pequeñas cantidades de otros gases, que en el aire que nos rodea se componen principalmente de anhídrido carbónico (CO_2) que procede en parte de la atmósfera externa y en parte del catabolismo de la materia orgánica y del liberado por la llamada respiración del suelo. La composición de este aire presenta una curva diaria y anual.

Los requerimientos de carbónico por parte de la vegetación son enormes. GUT (1929) demostró que una hectárea de hayedo absorbe 50 Kg de carbónico, o sea 15 Kg de carbono por hora (véase pág. 239).

Impurezas atmosféricas. El aire que respiramos contiene cantidades mayores o menores de organismos vivos, bacterios, esporas y granos de polen, además de partículas inertes entre las que se cuentan partículas de polvo con radio, torio e isótopos radiactivos de las experiencias atómicas, cuya peligrosidad es evidente. La mayor parte de estas partículas procede, tal como se acepta generalmente, del suelo o de los seres vivos que lo habitan, para los que el aire actúa como vehículo de transporte. El polen se convierte en algunos lugares en el componente principal de las impurezas atmosféricas durante la época principal de floración.

El aire está contaminado sobre todo en los centros industriales y en las grandes ciudades. Ello no afecta tan sólo al hombre, sino que influye también desfavorablemente sobre las comunidades vegetales (véase pág. 195).

Seres vivos del aire. La revisión de GREGORY (1961) acerca de la composición de los seres vivos vegetales que habitan en la atmósfera incluye todo lo que hasta entonces se sabía del contenido del aire en plantas y partes vegetales.

En el espacio aéreo, lo mismo sobre los océanos que encima de los continentes, es especialmente frecuente el hongo *Cladosporium*, junto a bacterios (*Micrococcus, Sarcina*), actinomicetes y mixomicetes; no se manifiesta ninguna disminución a medida que nos alejamos de tierra firme. GREGORY no se atreve, sin embargo, a afirmar que exista un verdadero aeroplancton. Considera que en todo caso debería estar constituido tan sólo por formas extremadamente especializadas de bacterios, levaduras o actinomicetes (l. c., 1961, pág. 147).

Periodicidad. El capítulo que se refiere a la importante periodicidad diaria y anual, aclara las variaciones cualitativas y cuantitativas de la contaminación y del contenido en organismos del aire, pero se encuentra todavía en sus inicios.

Hay que esperar que los principios válidos para la investigación de las comunidades planctónicas puedan también utilizarse en el campo del aeroplancton con la consiguiente adaptación a las condiciones especiales de vida.

Distribución según altitudes. El conocimiento en la distribución altitudinal del aeroplancton ha tenido un gran desarrollo en el último decenio. Ha quedado demostrado que el polen de árboles puede desplazarse a distancias superiores a 100 kilómetros y gracias a vuelos a grandes alturas se ha visto también que podían presentarse junto a él levaduras, *Cladosporium, Ustilago*, etc., a 3000 m de altura. Se han encontrado bacterios y levaduras incluso a 6770 m (POLUNIN). Sus posibilidades de diseminación parecen ilimitadas.

Método de recolección. GREGORY (1961) informa con mucho cuidado acerca de la técnica de recolección de organismos en el espacio aéreo. Se distinguen métodos de sedimentación y de captura: placas de Petri, sustancias adhesivas, receptáculos de captura, centrífugas, trampas automáticas y volumétricas de succión, recolectores electrostáticos, etc. Debido al interés práctico de los seres que habitan en el aire, así como su concentración en un espacio determinado, se trabaja intensamente en el perfeccionamiento de los métodos.

F) Comunidades subterráneas (fitoédafon)

Sigue sin respuesta la cuestión de hasta qué grado los organismos vegetales inferiores, hongos, algas y bacterios del suelo pueden considerarse ligados al lugar, independientes o bien elementos dependientes de las grandes comunidades.

El suelo alberga una gran cantidad de seres animales y vegetales muy variados, junto a los sistemas de raíces de las plantas superiores con sus simbiontes y parásitos; estos seres reaccionan más o menos intensamente frente a los factores ambientales y se reúnen en comunidades. Lo mismo que en las aguas, en el suelo se encuentra también una convivencia de distintas comunidades en el mismo espacio, y al igual que en los estudios del plancton es aquí imprescindible investigar simutáneamente la vida en común de los organismos animales y vegetales.

No son pocas las dificultades que se oponen a este estudio. Es comprensible que el análisis de las asociaciones del suelo se encuentre aún en sus inicios, ya que algunos grupos de organismos están aún poco estudiados taxonómicamente.

Suelos de bacterios y de hongos. Se ha intentado considerar aparte los suelos de bacterios y de hongos; los primeros serían básicos y tendrían una distribución más meridional en el hemisferio norte, mientras los suelos fúngicos, de carácter ácido, predominarían en latitudes más boreales.

Hoy día no podemos decidir aún si una diferenciación de este tipo es justificable y viable o no; tiene algunos puntos a su favor, pero tal como indicaremos más adelante, los suelos meridionales también pueden ser muy ricos en hongos.

Agrupaciones de geobiontes. Lo mejor para investigar los geobiontes es considerar los estratos de raíces de comunidades vegetales superiores bien definidas, asociaciones, subasociaciones o variantes, tal como ha indicado FRANZ (1941). Por otra parte, puede seguirse también el desarrollo de organismos o grupos de organismos del suelo especialmente importantes en todas las comunidades vegetales de una región (véase pág. 399).

Los estudios de WENZL en el lago de Neusiedl (1934) permiten reconocer la limitación del fijador de nitrógeno *Azotobacter chroococcum* a determinadas comunidades de vegetales superiores. *Azotobacter* no se presenta en las comunidades esteparias, en los suelos arenosos, ni en las asociaciones extremadamente halófilas, mientras que se encuentra siempre en las comunidades de halófitos moderadamente salinas y en las de higrófitos. SILLINGER y PETRU (1937) investigaron suelos de bosques de abetos rojos, hayas y abetos sin poder demostrar la presencia de especies de *Azotobacter*. La capacidad de crecimiento de *Azotobacter* es pequeña cuando se presenta coagulado y ha perdido la motilidad.

DÜGGELI (1939) ha encontrado en los suelos de la maquia de la Riviera italiana que en lugar del grupo de los bacterios aerobios fijadores de nitrógeno del tipo *Azotobacter* está representado en abundancia el grupo de *Bacillus amylobacter*.

No se encuentran libres de seres vivos ni siquiera los suelos desérticos. KILLIAN y FEHÉR (1938) pudieron comprobar en los suelos desérticos del Sáhara un ciclo regular del nitrógeno con actuación de los bacterios.

Los microorganismos de suelos desérticos (bacterios, algas y hongos) se desarrollan incluso durante los períodos secos más desfavorables para la vida, aunque en las poblaciones de tamarisco de Fezzan se ve limitada en gran parte la actividad de los bacterios allí presentes debido al elevado contenido en cloro y sulfato de los materiales orgánicos de desecho que actúan como venenos, de modo que la nitrificación puede estar totalmente inhibida (KILLIAN, 1945).

Vegetación de los hongos del suelo. Las comunidades inferiores de hongos del suelo (micocenosis) se han empezado a considerar con mayor atención en los últimos años.

HARDER (1946, págs. 5 y 6) consideraba todavía que los distintos hábitats no poseían ninguna flora específica de ficomicetes, al estilo de las asociaciones de las plantas superiores. Sin embargo, GARRET, en 1951, intenta ya una división de los hongos del suelo en grupos ecológicos. De los trabajos de que ahora disponemos se desprende que los edafófitos poseen ciertamente una amplia dis-

tribución y que su agrupación en comunidades es aparentemente muy laxa, pero que entre los distintos suelos hay grandes diferencias.

PEYRONEL y DAL VESCO lo demuestran al comparar las micocenosis de distintos bosques de Calabria, las de una población de *Calluna* del Piamonte y otras de suelos de la costa de Somalia. Los suelos de cultivos y de prados tienen asimismo una micoflora de composición muy distinta. (PEYRONEL y DAL VESCO, 1956; PEYRONEL, 1960, 1961). PEYRONEL (1956) ha utilizado un método gráfico para representar los grupos de hongos (Fig. 97).

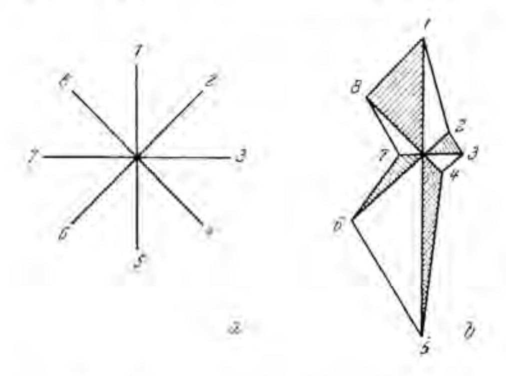


FIG. 97. Distribución procentual de los grupos de hongos en un hayedo del monte Basilico, 1100 m, Calabria (de PEYRONEL, 1961).

1 Ficomicetes, *2* Melanconiales y micelios estériles, *3* Tuberculariáceas y estilbáceas, *4* Especies de *Aspergillus, 5* Especies de *Penicillium,* 6 Desmaciceas, *7* Ascomicetes y Fomales, *8* Moniliáceas «según el tiempo».

No cabe duda que entre los ficomicetes se presenta una diferenciación ecológica según el hábitat. APINIS (1960) distingue especies hidrófilas, higrófilas, mesófilas y xerófilas que se distribuyen en distintas asociaciones de espermatófitos. Cita 47 ficomicetes en el suelo del *Lolieto-Cynosuretum,* de los cuales 7 son exclusivos; 42 especies para el *Scirpo-Phragmitetum,* 2 de ellas exclusivas, etc. Las investigaciones se refieren a los suelos aluviales de Trent, cerca de Nottingham. No puede aún decidirse hasta qué punto pueden generalizarse estos resultados. En todo caso, puede contarse con la presencia de poblaciones características de ficomicetes en determinados suelos de comunidades de fanerógamas. Se sabe poco de la distribución cuantitativa y sobre el crecimiento de los hongos del suelo (MOSCA A. M. L., véase también pág. 230).

FRANKLAND y HERING (1961) proponen enterrar unas gasas cuadradas de nylon en el suelo como substrato nutritivo para los hongos, con objeto de medir su actividad. W. GAMS y PARKINSON (1961) indican otras posibilidades, sea por observación directa o por combinación de aislamiento y determinación de la actividad.

Fitoédafon y comunidades de plantas superiores. La dependencia de muchas plantas superiores con respecto a los organismos del suelo, que pueden ser fuente nutritiva y huéspedes, constituye un campo de investigación amplio, fructífero y aun poco trabajado (BOULLARD y MOREAU, 1962). Las relaciones de dependencia entre la vegetación de hongos y de bacterios en la turbera alta son consideradas por BURGEFF (1961).

¿Qué relaciones existen entre el fitoédafon y las comunidades de plantas superiores? ¿Pueden demostrarse relaciones de dependencia entre la vegetación de bacterios y hongos simbióticos y determinadas comunidades de espermatófitos? ¿Cómo se comportan las comunidades animales que habitan en el suelo con respecto a la vegetación? ¿Qué efectos tienen sobre la vida de la comunidad las

materias, sustancias de crecimiento o tóxicas, segregadas por las raíces o por los organismos inferiores (*Gibberella*, etc.)?

FRANCHET (1958), con base en los estudios de SCHOPFER acerca de las especies que intervienen en forma específicamente distinta en la elaboración de las vitaminas, considera que la composición del tapiz vegetal se ve influida directamente por estas especies. Según BÖRNER (citado en KNAPP, 1962), pequeñas cantidades de compuestos orgánicos activos de restos de hojas y raíces podrían ya influir en el desarrollo de las plantas vecinas.

La influencia de la vegetación edáfica en la formación del suelo se tratará en el capítulo que considera los factores edáficos.

IV. Comunidades dependientes (de epífitos y saprófitos)

No existe ninguna separación clara ni ningún principio de diferenciación entre las comunidades independientes y las llamadas dependientes, que sólo pueden existir en relación con otras o bajo su cobertura. Es, sin embargo, apropiado considerarlas aquí por separado.

Las comunidades pluristratificadas de elevado grado de organización, especialmente los bosques, incluyen muchas veces, además de los estratos habituales, otras pequeñas comunidades con carácter de sinusias no dispuestas generalmente por estratos, pero florística y ecológicamente bien delimitadas. Deben su existencia a las condiciones ecológicas particulares de cada pequeño hábitat y se encuentran en los bosques, sobre ramas, tocones, piedras, etc., sin alcanzar normalmente una gran extensión horizontal y son muchas veces epifíticas, saprofíticas o parásitas.

Entre las comunidades dependientes hay que contar muchas comunidades de criptógamas que sólo se presentan en compañía o bajo la protección de determinadas comunidades de espermatófitos, así como las asociaciones de hongos micorrícicos, que se basan en una dependencia mutua (véase pág. 167).

Dependencia respecto a las comunidades de mayor volumen. Desde el punto de vista ecológico, las comunidades dependientes se encuentran generalmente bajo la influencia del clima interno de la comunidad de mayor volumen, modificado por los estratos superiores de vegetación, y muchas veces están unidas a tal comunidad de un modo indisoluble.

Estas comunidades pequeñas unistratificadas, dotadas de una ecología específica, normalmente incluidas en comunidades pluristratificadas, son muy distintas sociológica y estructuralmente. Tan pronto pueden presentar todos los atributos de una asociación independiente (por ejemplo, algunas asociaciones de epífitos de bosques primarios naturales; Fig. 98), pueden ser simples fragmentos o sociaciones caracterizadas por la dominancia de determinadas especies (por ejemplo, en poblaciones artificiales de árboles) o presentarse como sinusias, uniones en el sentido de HÖFLER (1959), que destacan del resto de la vegetación por ser un grupo sistemáticamente bien definido.

Si se considera la unión más o menos estrecha a la comunidad mayor, se puede distinguir entre:

1. Comunidades con una localización sociológica más o menos definida, dependientes de una determinada comunidad mayor y que sólo se presentan dentro de ella.

2. Comunidades transgresivas que se presentan en dos o más comunidades mayores o que pueden hallarse fuera de estas últimas independientemente como comunidades unistratificadas.

Las comunidades de epífitos dependientes de otras de vegetales mayores están ampliamente distribuidas. A menudo su dependencia no se debe tan sólo a una comunidad portadora determinada, sino incluso a un estrato concreto de



FIG. 98. Comunidad epifítica dependiente (*Lobarion pulmonariae*) en un bosque natural de Fagus en Vizzavona, Córcega. (Foto JANSEN, excurs. S.I.G.M.A.)

la vegetación. Las pequeñas comunidades epifíticas de cualquier rango pueden estar limitadas tanto a una asociación de elevado grado de organización como a una alianza, un orden o una clase. La amplitud ecológica de estas comunidades es a veces mucho más estrecha que la de la comunidad protectora.

WILMANNS (1962) indica, por ejemplo, el *Usneetum comoso-glaucae,* el *Ptilidio-Hypnetum pallescentis,* así como subunidades del *Parmelietum furfuraceae* y del *Parmeliopsidetum ambiguae,* como comunidades de epífitos características del *Vaccinio-Piceion* en la Renania superior.

Por otra parte, hay comunidades de epífitos cuya amplitud ecológica es mayor que la de las asociaciones de fanerógamas (WILMANNS, 1960); este hecho se pone de manifiesto en la transgresión sobre dos o más de ellas. WISNIEWSKI (1929) cita ya comunidades transgresivas de epífitos en distintas comunidades forestales del bosque virgen de Bialowieza.

La vegetación epífita merece también atención porque de su desarrollo más o menos normal puede deducirse la naturalidad de la población (ED. FREY, 1924).

Las comunidades de epífitos de las regiones semiáridas, áridas y frías se componen casi exclusivamente de criptógamas, pero ya en los países europeos de clima oceánico templado aparecen esporádicamente plantas superiores, como epífitos ocasionales, junto a musgos, líquenes y algas.

Se conocen varias plantas vasculares epífitas en países subtropicales en que el aire es húmedo (Islas Canarias, Japón). Las comunidades de epífitos del *Fagion crenatae* descritas por NAKANISHI (1962) en el suroeste del Japón, a 34° latitud N., comprenden cinco especies de helechos junto a briófitos y líquenes. De todos modos, la cantidad de precipitaciones alcanza allí 5000 mm a 1500 m de altura (monte Oodaigahara, 4802).

Los epífitos y sus comunidades alcanzan un desarrollo mejor y una gran riqueza en la selva virgen tropical, siempre cálida y húmeda. La presencia de comunidades de epífitos de elevado grado de organización constituye una de las diferencias estructurales más importantes de esta selva frente a los bosques de las tierras subtropicales húmedas.

Vegetación epifítica de plantas superiores. La rareza de los epífitos superiores fuera de los trópicos húmedos está determinada, junto a las influencias de la temperatura, por las dificultades en el suministro de agua; largos períodos secos son desfavorables para la vegetación epifítica superior.

El capítulo que dedica RICHARDS en su «Tropical Rain Forest» (1952) a las comunidades de epífitos superiores da un cuadro muy ilustrativo de su multiplicidad y de las condiciones ecológicas extremadamente complejas del hábitat. La luminosidad es decisiva para su desarrollo, lo mismo que el suministro de agua. La inclinación del árbol y el carácter de la corteza son menos importantes que el microclima. Pueden distinguirse una serie de comunidades bien definidas, aunque RICHARDS se conforma con la clasificación en epífitos de sombra, de sol y extremadamente xéricos.

Es considerable la cantidad de plantas vasculares epifíticas, especialmente helechos y orquídeas. EGGELING (1947) contó unas 100 plantas vasculares epifíticas en los bosques de Budongo en Uganda y de éstas 45 crecían sobre el mismo árbol.

LEBRUN (1960) designa como índice de epífitos a la proporción de epífitos en relación con el número total de fanerófitos. Calcula este índice en la planicie de lava próxima al lago Kivu (Congo) en un 32%; ello corresponde a uno de los lugares del Congo más ricos en epífitos.

Investigaciones de Went. Debemos sobre todo a WENT (1940) importantes investigaciones acerca de la sociología de las comunidades de epífitos superiores. Sus investigaciones tienen también en cuenta las condiciones ecológicas. Permiten descubrir las grandes dificultades con que tropieza el estudio sociológico de los árboles en la selva virgen (véase pág. 188).

WENT estudió la mayoría de los árboles varias veces y en distintas estaciones del año, pero se dieron pocas diferencias temporarias. «Muchas especies de árboles albergan comunidades epifíticas bien caracterizadas, de modo que es muchas veces posible diferenciar especies de árboles afines a través de su vegetación epifítica» (WENT). El factor determinante es muchas veces la especie del árbol soporte. La fidelidad a la comunidad de algunos epífitos está condicionada por las condiciones del substrato, esto es, el tipo de corteza. Las comunidades humícolas son bastante independientes de las especies de árboles; estas comuni-

dades habitan el humus formado sobre los árboles a partir de los restos vegetales y animales.

WENT distingue en la selva virgen de Java, según las condiciones de iluminación, tres tipos bien caracterizados, asociaciones o subasociaciones. Si la luminosidad es baja, la comunidad humícola se compone principalmente de *Appendicula ramosa, Medinilla verrucosa, Nephrolepis acuminata, Trichosporum pulchrum, Vittaria elongata;* con una iluminación moderada, intermedia, crecen *Ceratostylis anceps, Coelogyne miniata, Dendrochilum cornutum, Eria multiflora, E. humata,* especies de *Polypodium, Schefflera* y *Vaccinium laurifolium.* La comunidad humícola de hábitats intensamente iluminados se compone de *Bulbophyllum* con tubérculos, *Diplocosia, Ficus diversifolia, Henslowia, Medinilla hypericifolia, Polypodium trilobum, Rhododendron javanicum, Vaccinium coriaceum* y *V. lucidum.*

Epífitos en la pluviisilva americana. Las asociaciones de epífitos de los bosques de *Araucaria angustifolia* del noreste de Argentina son muy distintas de las de Java. En Argentina cubren totalmente los troncos y las ramas. Junto a algunos musgos y líquenes se encuentran algunas especies de *Polypodium, Asplenium auritum, Trichomanes* spec., *Billbergia nutans* (bromeliácea), *Peperomia urocarpa, P. pseudoreflexa* (piperac.), *Rhipsalis cereuscula* (cactac.) y *Oncidium* (orquidácea) (RAGONESE y CASTIGLIONI, 1946). No se encuentra ninguna ericácea y hay pocas orquídeas.

Entre los epífitos que alcanzan mayor importancia en las comunidades se encuentran representantes de la familia tropical de las bromeliáceas, a la que pertenece también el singular género *Tillandsia.* La especie xérica que se adentra más hacia el Norte es *Tillandsia usneoides,* que entrelaza las copas de los árboles que la sostienen con su malla filamentosa; puede cubrir sus requerimientos de agua gracias a la posesión de pelos especiales capaces de absorber agua, lo que le permite crecer incluso sobre hilos telegráficos (COULTER, BARNES, COWLES, 1931, pág. 130).

Inventarios de epífitos en la pluviisilva. Es muy difícil la investigación de los epífitos de los grandes árboles de la pluviisilva, cuyas alturas máximas son superiores a 60 m. Caben tres posibilidades: subir al árbol, hacerlo caer o trabajar con prismáticos. WENT utilizaba este último método, pero ello no permitía una subdivisión fina de las comunidades ni la delimitación precisa de los hábitats, aunque sí se apreciaban diferencias entre la vegetación del tronco, de las ramas y de los acúmulos de humus. Para la determinación de la abundancia se eligió una escala con intervalos que corresponden aproximadamente al doble de las de nuestras cifras de cobertura, ya que en el inventario no se podía apreciar bien el grado de cobertura de las especies. Se anotaban también: número del árbol, especie (nombre latino y popular), altura, diámetro del tronco, edad, forma de la copa y su densidad y luminosidad relativa sobre ella, en las ramas y en el tronco, presencia y tamaño de los acúmulos de humus, número de ramas muertas, características de la corteza, estado periódico sin hojas o sin este estado y abundancia relativa de musgos y líquenes, pero sin determinar estos datos con precisión.

Comunidades de criptógamas epifíticas. Se conocen mucho mejor las comunidades de epífitos de la zona templada y son también mucho más fáciles de estudiar que la vegetación epifítica tropical. Se componen principalmente de lí-

quenes y musgos, pero también incluyen algas y hongos (discomicetes, pirenomicetes). F. OCHSNER (1928) las incluyó por primera vez en el círculo de las investigaciones sociológicas. Sus publicaciones constituyen una base sólida para las investigaciones posteriores.

Para representar la estructura de las asociaciones de criptógamas epifíticas basta por lo general con dar el grado de cobertura y la vitalidad (fertilidad), así como la sociabilidad de las especies.

Método de inventario. Los inventarios deben alcanzar o sobrepasar siempre que sea posible el área mínima de la comunidad, que es distinta para cada asociación.

Algunos autores se limitan a estimar la cobertura de las especies de acuerdo con escalas especiales. Así, OCHSNER y CAIN, entre otros.

Valores de cobertura

OCHSNER	CAIN (1938)
5 = 4/5 a 5/5	cubriendo del 75 al 100% de la superficie
4 = 1/2 a 4/5	cubriendo del 50 al 75% de la superficie
3 = 2/5 a 1/2	cubriendo del 25 al 50% de la superficie
2 = 1/5 a 2/5	cubriendo del 5 al 25% de la superficie
1 = menos de 1/5	cubriendo del 1 al 5% de la superficie
+ = muy bajo	cubriendo menos del 1% de la superficie

BARKMAN (1958) y NAKANISHI (1959), entre otros, prefieren la estima recomendada por nosotros de dominancia y abundancia combinadas (r, +, 1 a 5) en lugar de estas grandes clases de cobertura difícilmente apreciable.

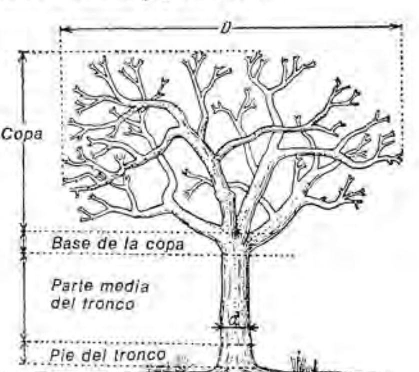


FIG. 99. Hábitats de las comunidades epifíticas en un árbol (según OCHSNER).

Un árbol puede albergar varias comunidades epífitas bajo distintas condiciones externas, por lo que en los inventarios de una población habrá que considerar siempre los siguientes puntos (véase Fig. 99):

1. Edad y altura del árbol, forma de la copa, anchura máxima de la copa, altura del tronco hasta la primera rama, diámetro o perímetro del tronco a 1 m de altura, conformación del pie del árbol.

2. Flujo del agua (centrífugo o centrípeto); en las montañas, altura media de la nieve en invierno.

3. Acúmulos de humus sobre la planta portadora.

4. Particularidades de la corteza: grosor, características físicas (lisa, áspera, agrietada, etc.), capacidad hídrica, características químicas de la corteza, *p*H, concentración de electrólitos en el substrato.

5. Altura sobre el suelo y exposición de la comunidad epifítica (Fig. 100).

6. Especie del árbol portador, estado (aislado o no), influencia del viento, iluminación, influencia humana y animal (limpieza, contaminación del aire, mordedura por animales, etc.).

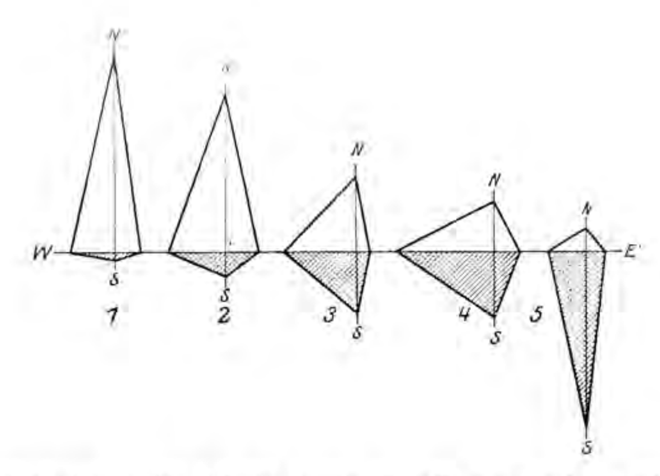


FIG. 100. Distribución de las distintas formas de epífitos según la exposición al pie del tronco (hasta 1 m de altura) en 100 chopos en Zurzach del Rhin (según OCHSNER). *1*, líquenes foliáceos; *2*, líquenes crustáceos; *3*, forma de *Radula; 4*, forma de *Ortotrichum*. *5*, forma de *Leucodon*.

Tal como señala OCHSNER, en los árboles se pueden distinguir cuatro partes bien diferenciables, que corresponden a su vez a cuatro hábitats distintos (figura 99):

a) La copa; en los ángulos de sus ramas se acumula frecuentemente humus.

b) La base de la copa, protegida de la radiación solar en los árboles aislados y por ello. a menudo, más húmeda que la parte media.

c) La parte media, expuesta al viento y al sol, en los árboles aislados.

d) La parte basal, cuya vegetación recoge el agua de lluvia que se escurre por el tronco y la almacena durante largo tiempo.

Para la representación gráfica de la distribución local de las comunidades se emplean con frecuencia diagramas circulares (véase SJÖGREN, 1961, entre otros). Parece ventajoso un método gráfico utilizado por F. LE BLANC (manuscrito). La figura 101 muestra un ejemplo del mismo, que indica el desarrollo progresivo de las comunidades epifíticas en un bosque de *Abies balsamea* del Canadá meridional en relación con la edad creciente de los árboles.

Entre los nuevos trabajos acerca de la vegetación de epífitos debe destacarse la obra de BARKMAN, «Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes» (1958). En ella distingue para Holanda nada menos que 97 asociaciones, distribuidas en 19 alianzas, y en gran parte las estudia también ecológicamente. Damos como ejemplo del minucioso método de inventario que emplea la tabla

de asociación de su *Opegraphetum subsiderellae* (tabla 10), comunidad de líquenes observada en la zona inferior, relativamente lisa, del tronco de *Salix, Fraxinus, Juglans* y *Ulmus* en Holanda y el noroeste de Alemania. El trabajo de BARKMAN es indispensable para todo aquel que deba ocuparse de las comunidades de epífitos.

Sucesión. Son muchos los investigadores que han estudiado el desarrollo de las comunidades de criptógamas epifíticas. BARKMAN (l. c.) hace un resumen de lo conseguido hasta ahora. Designa las variaciones cuantitativas en las especies de la población como fluctuaciones y reserva la denominación de sucesión para una sustitución cualitativa en las especies, lo que coincide con el concepto actual de sucesión tal como se admite generalmente.

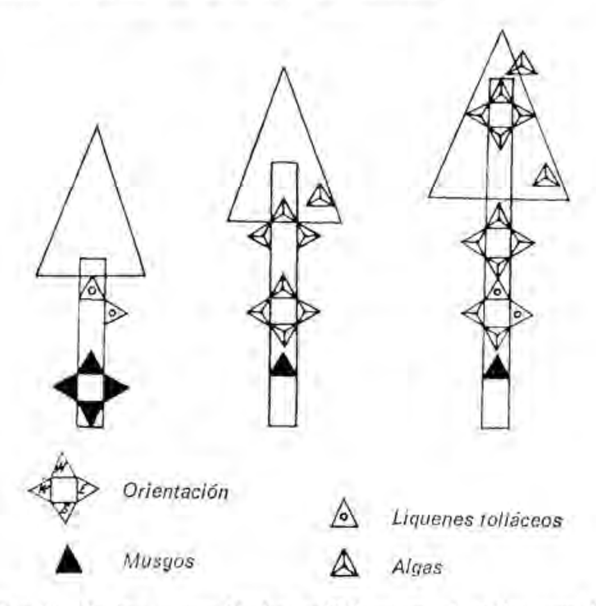


FIG. 101. Distribución de las comunidades epifíticas en el *Abietetum balsameae* de Quebec en árboles de distintas edades (según F. LE BLANC).

REJMENT-GROCHOWSKA (en SZAFER y PAWLOWSKI, 1959) da una clara representación gráfica de la sucesión de hepáticas que, en cinco etapas sucesivas, se desarrolla sobre *Picea abies* en los Bésquides polacos.

La sucesión de líquenes observada fotogramétricamente por ED. FREY (1959) en el Parque Nacional Suizo proporciona una buena base acerca del verdadero desarrollo de variaciones bruscas en las comunidades de líquenes (véase página 561), lo mismo que acerca de la técnica empleada.

Ecología. No se conoce bien la composición del substrato de las comunidades de epífitos, la corteza. DU RIETZ indica en 1945 la necesidad de su estudio en las distintas especies de árboles, pero BARKMAN es el primero que da valores comparativos de los contenidos en cenizas y de la composición química de las cortezas de muchos árboles, de lo que resulta que *Ulmus, Tilia* y *Populus* tienen una corteza muy rica en cal y las coníferas la tienen extremamente pobre en

Subasociaciones	*catillarietosum*				
	1	2	3	4	5
Número del inventario en el fichero ...	1505	1200	*1226*	1238	1239
Grado de exposición	me	me	*p*	p	p
Iluminación		(m)l	*ml*	ml	ml
Especie de árbol	Jugl	Fr	*Fr*	S	S
Tipo de corteza	ms	s	*s*	vr[1]	vr[1]
Altura en dm (sobre el suelo)	5-18	5-15	*11-15*	8-16	8-16
Orientación	N.E.	S	*N.N.W.*	N.E.	E.
Inclinación	85°-95°	94°-102°	*94°-107°*	95°-105°	111°
Area inventariada en dm²	25	20	*8*	16	16
Número de especies	5	5	*6*	5	4
Cobertura del estrato arbustivo en %.	—	—	—	—	—
Cobertura foliar en %	—	—	—	—	—
Cobertura de las costras en %	70	60	*70*	80	65
Especies características					
Opegrapha subsiderella	.	.	.	2.3 f	4.4 f
Catillaria griffithii	.	.	*3-4.4 f*	4.4 f	+.2 f
Especies diferenciales					
Opegrapha atra	2.2 f	+.1.2 f	*+.2.3 f*	.	.
Trentepohlia umbrina	+.1	.	.	+.3	.
Lecidea quernea	.	.	.	.	.
Lecanora laevis	.	.	.	.	.
Ramalina farinacea	.	.	.	.	.
Ramalina fastigiata	.	.	.	.	.
Evernia prunastri	.	.	.	.	.
Arthonia punctiformis	.	2.1 f	*+.1 f*	.	.
Especies características de alianza y orden					
Lecidea olivacea	2.2-3 f	3.2 f	*+.1.2 f*	2.3 f	.
Arthonia radiata	3.4 f	.	.	.	.
Lecanora carpinea	.	.	.	.	+.1 f
Acompañantes					
Lecanora expallens	2.2-3	.	2.3	2.3	+.2
Lecanora chlarotera	.	2.3 f	*1.2 f*	.	.
Protococcus viridis	.	2.3	.	.	.
Parmelia sulcata	.	.	.	.	.
Pertusaria amara	.	.	.	.	.

ramalinetosum					
6	**7**	8	9	10	Media
1152	**1437**	1230	1438	1208	
mp	**mp**	mp	mp	e	
ml	**l**	ml	l	l	
Fr	**Jugl**	U	Jugl	U	
mr	**mr**	r	mr	r	
10-26	**10-18**	16-23	10-25	6-20	9-19 (5-26)
W	**ENE.NNE.**	NE.	N.NW.	NW.	NW.NE.
79°-84°	**89°-90°**	103°	85°-89°	82°-105°	95° (79°-111°)
50	**20**	7	40	40	
18	**14**	3	11	15	8.6
10	**3**	—	35	—	
40	**1**	—	—	60	
60	**90**	90	40	40	61%
+.2	**2.2-3 f**	4.4 f	2.1 f	.	IV 342
r.1 f	**+.1 f**	.	.	.	III 229
+.2 f	**2.1 f**	3.2 f	.	.	IV 141
+.1	**2.3**	.	+.1	+.2	IV 40
.	**2.2-3**	.	2.3	1.1	II 70
.	**2.3 f**	1.1 f	2.2-3 f	.	II 70
2.1	**+.1**	.	2-3.3 f	.	II 82
r.1 f	.	.	2.1 fl	.	II 30
r.1	**+.1**	.	+.1	.	II 4
.	.	.	.	.	II 32
r.1 f	+.1 f	.	1.1 f	r.1 f	V 149
+.1 f		.		+.1	II 79
+.2 f	.	.	.	.	II 4
+.1	3.2-3	.	2.3	2.1 f	V 229
+.1 f	+.2 f	.	+.1 f	2.3 f	IV 76
3.4	.	.	.	2.2	II 135
3.4 l	.	.	.	2.3	II 105
.	**1.2**	.	+.2	.	II 12

CaO. Casi todas las investigaciones efectuadas hasta el momento acerca de la acidez dan valores ácidos o muy ácidos para la corteza, con un valor extremo de 2,6 de *p*H.

La dependencia de las comunidades de epífitos con respecto al factor agua se ha apreciado midiendo la evaporación en el lugar de crecimiento (véase WISNIEWSKI, 1929; OCHSNER, 1934, y más recientemente HOSOKAWA, 1957; TAGAWA, 1959, y NAKANASHI, 1959). Este último determinaba después del mediodía la humedad atmosférica relativa, la intensidad de la luz, el déficit de saturación y el descenso de temperatura desde el suelo del bosque hasta 6, 9 y 15 m de altura. Con excepción de la intensidad de la luz, los demás factores no muestran apenas diferencias significativas.

Investigaciones acerca del contenido y capacidad hídrica de la corteza han sido desarrolladas por BILLINGS y DREW (1938) en el bosque virgen del Tennessee oriental.

Las medidas de luz de SJÖGREN (1961) en muchos troncos de árboles (casi todas en *Quercus robur*) en Öland ponen en evidencia que la cara meridional es la más favorecida por la luz, aunque se den diferencias muy grandes, basadas en diferencias en la cobertura (véase también LÜDI y ZOLLER, 1953).

Las condiciones de iluminación son, junto a la humedad, decisivas para la distribución local de las comunidades de epífitos. Las comunidades de epífitos, principalmente de musgos de una haya vieja (*Fagus crenata*), investigadas por HOSOKAWA y ODANI (1957), corresponden a cuatro hábitats claramente distintos, de distinta iluminación. Al pie del tronco (intensidad de la luz ±10 000 lux) se limitan: *Thyidium cymbifolium, Thamnium sandei, Hylocomium cavifolium* y *Homaliodendron scalpellifolium.* El tronco (de 10 000 a 20 000 lux) está habitado por: *Anomodon giraldii, Pterobryum arbuscula, Macrosporiella scabriseta* y *Boulaya mittenii,* mientras que la copa (alrededor de 20 000 lux) lo está por: *Parmelia marmariza, Cetraria collata f. nuda,* etc., y las ramas superiores por: *Ulota crispula, Ramalina calicaris* y *Parmelia subdivaricata.*

De las especies anteriores tan sólo *Ulota crispula* y *Ramalina calicaris* son conocidas también en las comunidades de epífitos del hemisferio occidental, el resto se mantiene limitado a Asia oriental.

Las especies que crecen sobre *Abies firma, Quercus mongolica* var. *grosseserrata* y *Castanea crenata* del *Cariceto-Tsugetum* del suroeste del Japón (NAKANISHI, 1959) tienen una distribución semejante.

NAKANISHI (1962) ha investigado concienzudamente las comunidades de epífitos de los hayedos del *Fagion crenatae* en el Japón según el método de la escuela de Zürich-Montpellier. Reconoce 13 asociaciones homogéneas y distintas, diferenciadas por especies características y distribuidas en tres alianzas. Las componen en total 95 musgos, 43 hepáticas, 100 líquenes y 5 pteridófitos. Lo mismo que en Occidente las comunidades de musgos epifíticos recubren principalmente la parte inferior de los troncos, mientras que las de líquenes recubren la superior.

Comunidades vicarias. Los bosques meridionales de *Fagus crenata* se caracterizan por gran número de epífitos paleoendémicos del Asia oriental que tienen que haberse desarrollado allí mismo, mientras que en el *Pinetum pumilae* del norte del Japón aparecen muchas especies difundidas igualmente en Europa y Asia septentrional, lo que demuestra sin ninguna duda la existencia de relaciones en la historia florística con las comunidades eurosibírico-boreoamericanas.

Algunas comunidades de epífitos del suroeste del Japón tienen un paralelo en comunidades semejantes de los hayedos europeos.

ED. FREY (1956) ha demostrado un paralelismo muy acusado entre las comunidades de epífitos de *Pinus mugo* de los Alpes de la baja Engadina y las correspondientes en los Pirineos orientales.

Capacidad de producción. La influencia del clima sobre la riqueza de especies y la capacidad de producción en las comunidades epífitas es aún más clara que en la vegetación del suelo. En los países áridos están representadas por pocos líquenes, musgos y hongos, que pueden también faltar por completo. En la Europa atlántica, de atmósfera muy húmeda, es completamente distinto. En Bretaña, Mayena y otros lugares de Europa occidental las comunidades epifíticas se desarrollan al máximo (DES ABBAYES, 1934, 1954; GALINOU, 1955). La región de los lagos en Finlandia destaca también por su abundancia en epífitos, allí no aparecen menos de 849 criptógamas epifíticas, esto es, 573 líquenes, 167 hongos y 109 musgos (KOSKINEN, 1955). Ochenta especies de líquenes están ligadas principalmente a especies de árboles determinadas y 47 se mantienen exclusiva, o casi exclusivamente, unidas a determinadas maderas. Entre los hongos se encuentran también algunas especies características de árboles particulares.

Epífitos y contaminación atmosférica. La ausencia de comunidades epifíticas se toma como demostración de la contaminación atmosférica de zonas industriales densamente pobladas (desiertos liquénicos, SERNANDER). Las comunidades de criptógamas epifíticas son las más sensibles frente a la contaminación atmosférica por SO_2, NO_3, NH_3, etc. BARKMAN (1958) se ocupa intensamente del tema de los desiertos de líquenes en Holanda. Se pudieron distinguir 10 desiertos de epífitos debidos a la acción contaminante de los gases; estos desiertos se concentran en las grandes ciudades y en los centros industriales más importantes.

HANGSIA (1930) y HOEG (1934) hablan de desiertos de líquenes en el centro de Estocolmo y Oslo, y según VARESCHI (1936), en los distritos industriales de Zürich sólo aparecen revestimientos verdes de algas. Las comunidades de criptógamas epifíticas se convierten así en indicadores precisos de atmósferas contaminadas; naturalmente las plantas superiores, lo mismo que el hombre, pueden sufrir daños como consecuencia de esta contaminación. Basta con pensar en los daños sobre cultivos o bosques que se producen en las cercanías de las industrias químicas, como la fábrica de aluminio de Chippis en el Valais, donde han muerto grandes poblaciones forestales.

La colonización por *Xanthoria parietina* y, según BARKMAN (1946), también la facies de *Physcia grisea* del *Physcietum ascendentis*, son indicadores de un enriquecimiento del aire en nitrato en calles y estercoleros: el *Pleurococcetum vulgaris* es aeronitrófilo y debe su presencia al NH_3 cedido por las industrias al aire.

Nomenclatura. Aún no hay un acuerdo total acerca de la denominación de las comunidades dependientes.

Por lo general no diverge demasiado de la nomenclatura de las comunidades independientes y las unidades se describen como asociaciones, sociaciones, etc., indicando su carácter dependiente (véase OCHSNER, 1938; BARKMAN, 1958; NESPIAK, 1959, y NAKANISHI, 1962).

Otros investigadores utilizan nomenclaturas especiales.

Richards (1938), Turner y Watt (1939) y otros investigadores angloamericanos denominan a las comunidades miniatura de musgos (por ejemplo, en los bosques de Killarney) como «associules», con base en el precedente de Clements, y denominan «climax-associule» la posible comunidad final de las comunidades epifíticas relacionadas genéticamente. Nosotros diríamos comunidad final epifítica.

Du Rietz (1930, 1954), Richards (1952, 1954), Sjögren (1961) y Williams (1962), entre otros, consideran como sinusias a las comunidades unistratificadas de epífitos y epifilos.

Cain (1938) reúne bajo el término «unión» todas las comunidades de musgos unistratificadas; las uniones florísticamente relacionadas las ordena en alianzas.

Para la investigación y agrupación posterior de las comunidades dependientes en alianzas, órdenes, etc., son naturalmente válidas en principio las mismas reglas que para las comunidades independientes. No debe, sin embargo, olvidarse las siguientes condiciones particulares de las comunidades de epífitos. Con frecuencia, las comunidades dependientes se presentan de un modo fragmentario y son difíciles de identificar. Pero también comunidades bien desarrolladas pueden presentarse como asociaciones dependientes en varias comunidades cuando las condiciones ambientales son semejantes. Algunas comunidades de plantas que se fijan a la corteza o de tocones de árboles, por ejemplo, aparecen en distintas asociaciones de bosques, a las que habrá que subordinarlas. Su definición y clasificación sistemática debe realizarse, sin embargo, sin tener en cuenta esta subordinación.

Con respecto a la ordenación sistemática de las comunidades de epífitos de las cortezas remitimos a Barkman (l. c.).

Comunidades de epifilos. (Clase *Lejeuneetea.*) Las comunidades de epifilos y las plantas, generalmente algas, que revisten las partes sumergidas de los hidrófitos superiores, de las que Van Meel (1949) hace referencia, se conocen mucho menos que los epífitos arborícolas.

En las regiones de atmósfera húmeda, una serie de líquenes, musgos y hepáticas se fijan sobre las hojas de las plantas perennifolias como epifilos.

Ya *Buxus sempervirens* lleva en los hábitats húmedos de Europa occidental varios líquenes epifilos. Allorge (1938) ha descrito dos comunidades de epifilos en el bosque laurifolio húmedo y nebuloso de las Azores: el *Coluretum calyptrifoliae* con *Radula aquilegia* y *Metzgeria furcata* se desarrolla sobre hojas de distintas plantas siempre verdes, a una altitud entre 700 y 900 m; a menor altitud se ve sustituido por la asociación de *Cololejeunea minutissima* con *Radula carringtonii, Marchesinia mackayi,* etc. La presencia constante de estas comunidades epifilas aumenta las relaciones de semejanza entre el bosque laurifolio de Macaronesia y determinados bosques montanos húmedos de los trópicos, donde los epifilos tienen un papel importante. Como caso excepcional aparecen en ellos, junto a los musgos y líquenes, incluso plantas vasculares como epifilos. Los líquenes epifilos muestran todos los pasos de transición entre epifitismo y parasitismo.

Allorge ha descrito comunidades de epifilos de las Antillas Francesas (véase Jovet-Ast, 1949). Richards (1954) encontró en la Guayana Británica exclusivamente musgos entre los epifilos de la pluviisilva. Su hábitat son los estratos inferiores del bosque a alturas de 1 a 12 m, donde se encuentran en una atmósfera saturada constantemente de humedad y al mismo tiempo con ilumi-

nación suficiente; sobre las hojas expuestas a la plena insolación no se observó ningún epifilo.

Las comunidades de epifilos adnatas se encuentran exclusivamente sobre hojas de vida larga, que pueden llegar a recubrir totalmente. El número de especies se eleva a medida que aumenta la edad de la hoja, por lo que RICHARDS habla de una sucesión hacia la «clímax». Según las observaciones de que disponemos, la vegetación de epifilos se compone principalmente en todas partes de hepáticas del género *Lejeunea*, por lo que parece indicado reunir a las comunidades epifilas en una sola clase (*Lejeuneetea*). Tal como RICHARDS señala, la mayoría de los epifilos están estrechamente ligados al hábitat y a la comunidad. El musgo *Crossomitrium* puede considerarse como especie totalmente exclusiva. Las especies acompañantes no pertenecientes a la asociación son muy escasas en la Guayana Británica, aunque son frecuentes en las comunidades epifilas de las Antillas (JOVET-AST, l. c.). Sin embargo, el número de las especies características específicas no es aquí inferior al de la selva de las tierras bajas de la Guayana Británica.

Asociaciones de micorrizas. Los consorcios micorrícicos representan relaciones de parasitismo recíproco. Su significado forestal no se ha puesto totalmente en claro hasta tiempos recientes (TRAPPE, 1962). La presencia de hongo y hospedador es imprescindible para el desarrollo normal del ciclo vital. La planta hospedadora obtiene del hongo hidratos de carbono, glucógeno, grasas, proteínas y sales. En las plantas autótrofas respecto al carbono tienen sólo un valor positivo las proteínas como fuente de nitrógeno, las sales y quizá también alguna sustancia de crecimiento (BURGEFF, 1961). Docenas de especies de hongos pueden estar hermanadas con un mismo hospedador[1]; de todos modos, es aún desconocido hasta qué punto pueden convivir las distintas especies al mismo tiempo y sobre el mismo hospedador. De ahí que resulte algo prematuro aplicar el nombre de «asociación de micorrizas» (SINGER, TRAPPE) a estos consorcios en común.

---

[1] Hasta ahora se conocen por lo menos 116 hongos formadores de micorrizas que conviven con *Pinus silvestris*.

CAPITULO TERCERO

LOS FACTORES AMBIENTALES (SINECOLOGIA MESOLOGICA)

La sinecología va unida inevitablemente al concepto de comunidad vegetal. Los padres de la Geobotánica, HEER, LECOQ, SENDTNER y KERNER buscaron ya las causas de la convivencia de determinadas plantas. En el tratado clásico de SENDTNER, «Vegetationsverhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie» * (1854), se dedican 136 páginas a la influencia del clima. «Pflanzenleben der Donauländer» («La vida vegetal en los países de la cuenca del Danubio»), de KERNER (1863), ha marcado una época, y con un brillante lenguaje ha hecho comprensible al no iniciado la dependencia frente al medio ambiente de las principales comunidades vegetales de Austria y Hungría.

De todos modos, el trabajo de WARMING sobre la Fitogeografía ecológica ha marcado el hito de mayor importancia en el desarrollo de la Sinecología después de HEER. Apareció en 1895 en danés y luego se tradujo al alemán en 1896 y al inglés en 1909. Constituye un filón inagotable de observaciones y valiosos estímulos. Aquí se trata por primera vez la convivencia de las plantas desde el punto de vista de las influencias mutuas y se considera igualmente la competencia entre las especies y las comunidades.

La Sinecología en el sentido antes indicado comprende dos grandes áreas de investigación que se entremezclan y complementan, pero que deben mantenerse y estudiarse por separado para conseguir una mayor claridad.

Una de ellas se ocupa de los factores mensurables del medio ambiente, o del hábitat (Sinecología en el sentido más estrecho), y la otra trata de las reacciones de las comunidades y de sus miembros frente a las condiciones del hábitat bajo la influencia de la vida en común (función de la comunidad). PAVILLARD (1935) ha introducido para estas dos ramas los términos *Synécologie mésologique* y *Synécologie éthologique.*

Las investigaciones autoecológicas pueden realizarse en todas partes, en el jardín, el invernadero o en la habitación de trabajo. El gran laboratorio para las investigaciones sinecológicas es la naturaleza libre.

La imposibilidad de separar en la naturaleza los distintos factores dificulta enormemente estos estudios. Los investigadores que toman la Ecología como pilar básico de la sistemática fitosociológica, o del conjunto de la Fitosociología, no deben olvidar lo inseguro que es el suelo sobre el que aún hoy día nos en-

---

* «Condiciones de la vegetación de Baviera meridional según las bases de la Fitogeografía» (en alemán en el original). (*N. del T.*)

contramos y lo súbitas y profundas que son las transformaciones en las opiniones y en el planteamiento de los problemas en el campo de la Sinecología en períodos muy cortos de tiempo.

La Sinecología se encuentra aún en construcción constante. Se constituyen estaciones ecológicas, laboratorios móviles para llegar hasta hábitats ecológicamente interesantes (Botánica motorizada, STOCKER, 1956). Se reconocen nuevos factores y los ya conocidos se valoran de otro modo.

La comunidad vegetal florísticamente concebida permanece sin modificación en este cambio de los factores que sobre ella inciden; ella es el polo estable al que deben referirse todos los estudios sinecológicos.

Entre los factores del medio ambiente, bióticos y abióticos, que determinan la comunidad hay que considerar en primer lugar la energía radiante solar, como radiación calórica, luminosa o iónica, las condiciones de humedad y las del suelo.

Los factores bióticos no son de menor importancia; entre ellos destacan en primer lugar el hombre, cuya influencia va creciendo constantemente.

Los factores mensurables del hábitat deben tratarse en tres grupos principales:

1. Factores climáticos y atmosféricos.
2. Factores edáficos o del suelo.
3. Factores bióticos (influencias del medio ambiente vivo).

Los factores del relieve, tratados separadamente en la segunda edición de este libro, se han incluido en parte en los climáticos y el resto en los edáficos.

Estamos obligados a considerar cada grupo de factores aisladamente y a investigar su acción sobre el tapiz vegetal, aunque no deba olvidarse que siempre actúa un complejo de factores, que los factores aislados se interfieren unos a otros y que la acción de cada uno de ellos está influida o incluso puede quedar enmascarada por la de todos los demás [1]. El estudio de los factores del hábitat constituye un campo de trabajo ilimitado; el conocimiento de interrelaciones determinadas es ya, por sí solo, un avance científico y contribuye al mejor entendimiento de la enorme multiplicidad y complejidad de la vida social de las plantas.

Cada investigación de la vegetación desde el punto de vista causal tiene también validez sinecológica. Alcanza su valor total, sin embargo, cuando se refiere a una comunidad claramente definida, ya que entonces se presenta la posibilidad de generalizar los resultados de la misma.

Cuanto mejor definidas y más claramente delimitadas estén las comunidades, mejor será la base que ofrecen para investigaciones de cualquier tipo que tengan como fin la comprensión de la ecología de una población.

A) Factores climáticos

Las observaciones climáticas de un centro meteorológico se refieren al llamado «clima del observatorio» e indican el macroclima o clima general de un lugar. Se obtienen tratando de eliminar cuidadosamente todas las influencias locales más o menos casuales.

---

[1] Esto no significa que un solo factor en el máximo o en el mínimo no sea determinante para una comunidad, ya que ésta posee unos límites de tolerancia que no pueden sobrepasarse frente a cada factor.

Sin embargo, para el fitosociólogo, como para muchos biólogos, es necesario conocer las condiciones climáticas que reinan en la misma residencia ecológica de la comunidad vegetal. Frente al macroclima hay que considerar el clima local o de la comunidad.

El clima local puede aún subdividirse en pequeños complejos climáticos. El microclima correspondiente a un pequeño hábitat homogéneo, a una comunidad finamente diferenciada, es el que importa en el estudio de las comunidades vegetales.

Muchas comunidades vegetales requieren para su desarrollo óptimo un microclima bien determinado, cuya investigación es ya una parte del estudio ecológico. En según qué casos, los valores comparativos son más importantes que los absolutos.

La clímax de la vegetación y el sinecosistema están determinados principalmente por el macroclima. La asociación reacciona generalmente frente al clima local. Dependen del microclima sobre todo las unidades inferiores (subasociaciones y variantes) y los distintos estratos de la vegetación.

En el campo de una asociación multistratificada actúan varios microclimas distintos.

1. Calor

La radiación solar es la fuente de energía más importante de la vida orgánica, es absorbida por los cuerpos vegetales y puede actuar como «calor» o actúa como «luz», y se transforma en energía química potencial. El máximo de calor y el de luz corresponden a radiaciones de clase distinta. Los rayos luminosos pro-

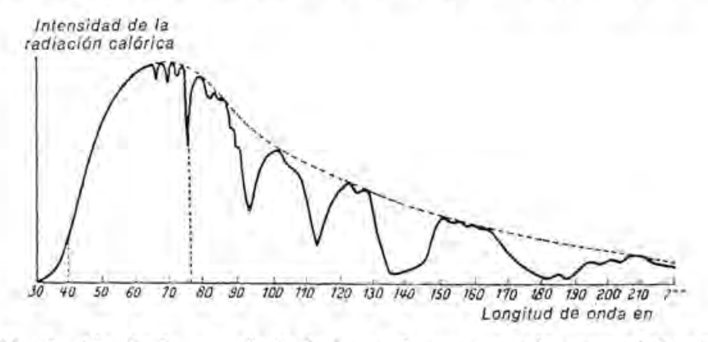


FIG. 102. Distribución de la energía (calor) en el espectro solar normal (según LANGLEY).

ceden principalmente de la región azul-violeta del espectro, mientras que los rayos térmicos lo hacen de la amarilla, roja o infrarroja (Fig. 102), aunque los máximos de calor y luz son próximos en el espectro. Al penetrar en la atmósfera las ondas azules de onda corta se difunden más que las rojas de onda larga; algunos tipos de radiaciones de la región roja del espectro son casi totalmente absorbidos por la atmósfera y se utilizan en su calentamiento. Esto es importante para la economía calórica de la vegetación porque la irradiación de calor de los cuerpos se ve así disminuida.

Radiación e irradiación calóricas. El calor solar que llega al suelo supone algo más de una caloría gramo en los días claros al mediodía, y en las grandes

altitudes hasta dos calorías gramo. A su paso a través de la atmósfera se pierde más del 50% de la energía solar. El calor solar ecológicamente efectivo corresponde a la radiación real menos la pérdida de calor por irradiación. Una gráfica (Fig. 103) pone de manifiesto la radiación real con una nubosidad media en la alta montaña y la meseta suiza.

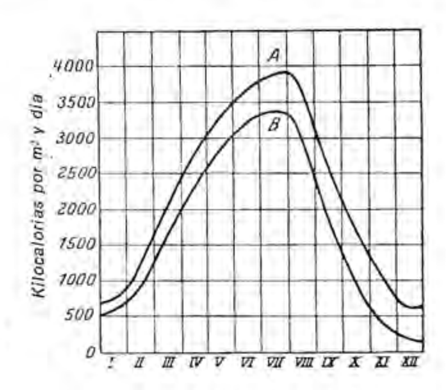


FIG. 103. Radiación con nubosidad media en alta montaña (*A*) y en la meseta suiza en su parte septentrional (*B*) (según MAURER, 1916).

El piranómetro de esfera de Bellani es apropiado para medir la radiación solar directa. Con él no se obtienen valores instantáneos, sino una suma de los valores de la radiación incidente, de modo que la radiación recibida durante un período determinado de tiempo puede quedar registrada. El calor irradiado por el suelo y las plantas también puede medirse. PROHASKA (1947) da la descripción de un instrumento desarrollado por el observatorio físicometeorológico de Davos (Fig. 104). De las siguientes cifras se desprende lo distintos que pueden ser los valores de la irradiación:

Reflexión en % de la radiación incidente

Bosque	de 5 a 10%	Arena	de 12 a 50%
Landa	10%	Agua	de 5 a 75%
Prado	de 17 a 10%	Nieve reciente	de 80 a 90%

Las cifras muestran el cuidado con que debe trabajarse con el termómetro al medir la temperatura, si se quieren evitar los efectos de la irradiación.

Para una medida exacta de la temperatura atmosférica debe utilizarse para ello un psicrómetro de aspiración.

Las temperaturas que alcanzan las plantas a través de la radiación calórica absorbida pueden diferir mucho de la temperatura atmosférica. WALTER (1960) da datos valiosos. En un pastizal del *Festucion vallesiacae* en Viena se han observado sobrecalentamientos de 10 a 15° y de 7 a 16° en la maquia mediterránea, sin que ello supusiera daños por el calor. Tampoco se vieron daños en las plantas cuando el suelo alcanzaba temperaturas de 60 a 70° (HUBER, 1937).

TURNER (1958) ha medido con un termómetro de resistencia las oscilaciones de la temperatura en los horizontes superiores del suelo en el lindero del bosque de Ötztal (2070 m) durante el día más caluroso del año, 5 de julio de 1957, un día prácticamente sin nubes.

El calentamiento máximo fue el que alcanzó el humus bruto, oscuro, expuesto al SW (79,8°). Este valor se corresponde con los máximos del desierto de Kara-Kum. Las plantas más próximas, con la excepción de *Silene rupestris*, habían enrollado sus hojas, ya inactivas por la tarde.

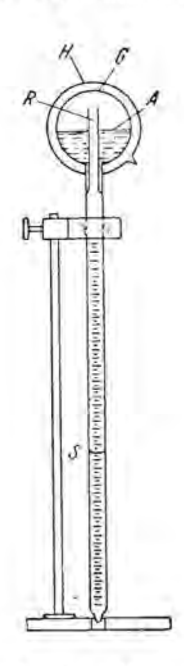


FIG. 104. Piranómetro esférico de Bellani. *H*, esfera envolvente; *G*, esfera receptora; *R*, tubo de medida; *A*, nivel de alcohol.

JENÍK y KOSINA (1960) recomiendan un termómetro de termistores para las medidas de temperatura en la superficie de vegetales, del suelo y sobre las rocas.

El aparato («thermally sensitive resistor») mide la temperatura en base a las variaciones en la resistencia de un semiconductor (termistor) situado en su interior. Dado el elevado coeficiente de temperatura del termistor, el dispositivo es más simple que los termómetros eléctricos utilizados hasta ahora en Ecología (Fig. 105).

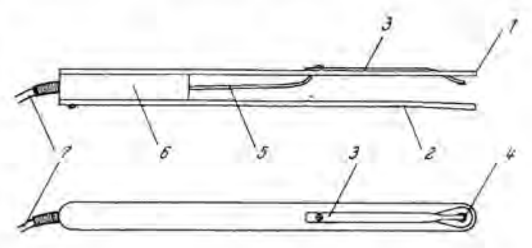


FIG. 105. Sonda de termistores (según JENÍK y KOSINA, 1963): *1* cara superior, *2* cara inferior, *3* aguja del termistor con conducción adaptada, *4* termistor, *5* conducción, *6* empuñadura con una abertura para la conducción, *7* cordón de conducción.

La cantidad de calor que llega en realidad hasta la vegetación no depende sólo de la intensidad de la radiación, sino también de la capacidad de absorción de la parte iluminada de la planta.

La irradiación varía con el espacio y con el tiempo, lo mismo que la radiación incidente. En las latitudes medias en noches claras alcanza unas 0,12

a 0,15 calorías gramo y varía con el grosor de la capa de aire y con la humedad atmosférica. La irradiación se manifiesta con la máxima intensidad junto al suelo.

La mínima media en la superficie del suelo y a 1,5 m sobre él, en enero, sobre un césped de Montpellier, fue de −8° y −5,4° C, respectivamente. Resulta así comprensible que el agua en los climas áridos llegue a formar una capa de hielo mientras que la temperatura del aire a una distancia equivalente a la altura de un hombre sea varios grados superior a cero.

Las medidas climatológicas de la irradiación nocturna pueden realizarse con un termómetro de mínima que se coloca sobre el suelo y casi no se recubre de tierra, o que queda sobre el césped bajo. La diferencia entre la temperatura mínima del suelo y a 1½ m sobre su superficie da una medida de la irradiación de calor por parte del suelo.

R. COMBES (1946), y más recientemente PRECHT, CHRISTOPHERSEN y HENSEL (1955), STOCKER (1951, 1958) y BIEBL (1962), se han ocupado de los efectos fisiológicos de la temperatura.

Máximas y mínimas. La vida vegetal activa se desarrolla generalmente a temperaturas atmosféricas entre 0 y 60° C. Por fuera de estos límites de temperatura la mayoría de las plantas sufren daños o permanecen en estado de reposo. De todos modos, hay amplias regiones cubiertas por bosques de alerce cerca del polo del frío en Siberia oriental, donde soportan temperaturas invernales de hasta −70°. Por otra parte, ciertas algas (en fuentes termales) y bacterios fermentativos (*Bacillus calfactor* en la fermentación espontánea del heno) se desarrollan todavía a 70° y por encima de esta temperatura. Elevaciones de la temperatura por poco tiempo a 60 y 70° pueden soportarla muchas fanerógamas.

Las comunidades de pastizales secos de Centroeuropa están sometidas ocasionalmente a estas temperaturas. Así, HUMMEL midió en Allgäu por debajo de la superficie del suelo máximas de 76° C, con un máximo promediado durante cinco días de 70° C.

Una temperatura excesiva conduce a una coagulación del protoplasma (desnaturalización proteica) o determina defectos metabólicos. El frío tiene efectos mortales por precipitación de las proteínas o congelación en las células vegetales y rotura de los tejidos. A estas temperaturas pueden presentarse daños también por pérdida de agua y por falta de nuevo suministro de la misma.

Los daños ocasionados en la planta dependen en gran parte de la duración de la helada. También la resistencia al frío de las especies, lo mismo que el contenido en sustancias osmóticamente activas (véase pág. 204), sufre oscilaciones en el curso del año. Bajo la acción de la helada aumenta considerablemente el valor osmótico del líquido vacuolar, tanto en las plantas vasculares como en las criptógamas.

La resistencia al frío y a la sequía está en relación con la constitución general de la planta. Los efectos de la sequía dependen en último término de variaciones en la estructura del citoplasma (STOCKER, l. c.).

Los daños producidos por la helada actúan en el aspecto sinecológico provocando variaciones en la capacidad de competencia de las distintas especies. Los daños por heladas o calor persistentes u ocasionales, pero repetidos varias veces, sitúan la planta en desventaja y favorecen la penetración de otras plantas competidoras menos sensibles. Los países hiperbóreos y las altas montañas ofrecen ejemplos en este sentido. En el invierno frío con poca nieve, de 1924-25, algunos arbustos enanos, como *Empetrum, Arctostaphylos uva-ursi, Vaccinium uligino-*

sum en lugares sin nieve ni protección en los Alpes orientales, mostraron frecuentemente daños por la helada, y en 1925 se vieron claramente inhibidos en su desarrollo. El tapiz de *Loiseleuria procumbens* y el pastizal de *Festuca halleri,* que alternan con ellos, no sufrieron prácticamente daños. En el verano siguiente se desarrollaron con gran vitalidad y ganaron terreno a costa de los arbustos enanos dañados por la helada.

Efecto de las temperaturas extremas. Los efectos perjudiciales de las temperaturas extremas se ven incrementados si se asocian con factores secundarios desfavorables. Así, las bajas temperaturas invernales tienen un efecto biológico mayor si coinciden con fuertes vientos secos. A las elevadas temperaturas estivales de los desiertos subtropicales se une una intensa iluminación, la irradia-

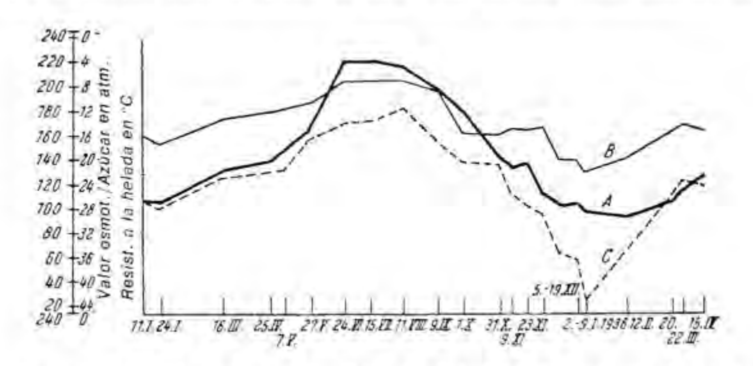


FIG. 106. Oscilación anual de la resistencia a la helada (*A*), de los azúcares totales (*B*) y del valor osmótico (*C*) en *Calluna vulgaris* (según W. ULMER).

ción del suelo desnudo y una sequedad extrema. En estos casos no tiene sentido intentar valorar únicamente el efecto del factor calor por sí solo. LANGE (1959) da información de los daños del protoplasma por acción del calor. Por lo general, calor y sequedad actúan conjuntamente y lo decisivo en la mayoría de los casos es esta última.

Las mínimas invernales alcanzan muchas veces el valor de factores limitantes sociológicos en la Europa central y meridional, aunque los valores de estos umbrales deberían precisarse con más exactitud. Las comunidades de arbustos y árboles perennifolios constituyen objetos de estudio favorables. La duración y la distribución de los fríos son de gran importancia junto a la temperatura mínima absoluta. Tal como se sabe, las heladas tardías son tan perjudiciales porque actúan sobre la vegetación cuando ésta está activa, en el momento en que la mayor parte del azúcar de los tejidos vegetales se ha transformado ya en almidón. Los silvicultores y agricultores intentan saber sobre todo los límites del peligro de helada y el número de días anual de helada. La duración de los períodos ininterrumpidos de la helada es determinante para la vitalidad de muchas especies.

Gracias a las investigaciones de KINZEL (1915, 1926) y NICHOLS (1934), entre otros, sabemos que los efectos de las bajas temperaturas son favorables en la germinación de las semillas de ciertas especies de distribución septentrional. Estas plantas requieren la acción más o menos larga de una helada para poder germinar. Por otra parte, las temperaturas invernales bajas influyen des-

favorablemente sobre la germinación de las especies meridionales. Estos hechos pueden actuar selectivamente sobre la composición específica de las comunidades.

Resistencia a la helada. La resistencia a la helada es máxima en los meses invernales y coincide frecuentemente con una presión osmótica alta y contenido alto en azúcar y bajo en agua. Las plantas son más sensibles al frío cuando la concentración del jugo vacuolar es baja y el contenido en azúcar es bajo y en agua es alto, esto es, en la época de transición de invierno a primavera.

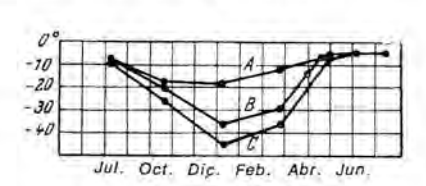


Fig. 107. Resistencia a la helada en grados bajo cero en *A Rhododendron ferrugineum, B Loiseleuria procumbens, C Pinus cembra;* invierno 1950/51 (según Pisek y Larcher, 1954).

Desde los trascendentales trabajos de Lindforss sobre la flora verde en invierno (1907) se atribuyó al contenido en azúcar una acción importante en la protección de los coloides plasmáticos. Las temperaturas bajas deben favorecer la formación de azúcar a partir del almidón y con ello elevar la resistencia al frío de la planta. Es un hecho que las plantas están menos expuestas a la muerte por congelación en invierno que en primavera; la resistencia a la helada es máxima en pleno invierno (Fig. 107).

Para aclarar estos aspectos remitimos a los trabajos de Tranquillini (1947), Pisek (1952) y Pisek y Larcher (1954). Según ellos, no puede demostrarse una dependencia directa de la resistencia al frío con respecto al contenido en azúcar y a la presión osmótica. La resistencia a la helada parece ser en gran parte in-

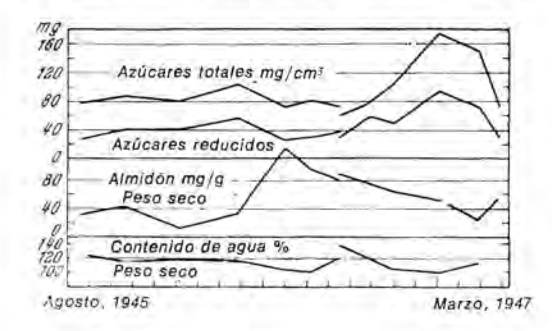


Fig. 108. Variación anual de la resistencia a la helada y de los contenidos en azúcar, almidón y agua en *Rhododendron ferrugineum,* 1945 a 1947 (de Pisek, 1952).

dependiente de las variaciones en el contenido celular y se debe principalmente a otras causas en el plasma, tal como ya había indicado Höfler para las hepáticas y en 1952 para las algas.

Los nuevos trabajos de Levitt (1956, 1962) y Biebl (1962) acerca de este tema profundizan más. Según Biebl, las causas de la resistencia al frío son de naturaleza muy compleja. La muerte causada por el frío por encima del punto de congelación ha de deberse sin duda a inferencias en el metabolismo normal. En la muerte por el frío a temperaturas por debajo del punto de congelación debe corresponder a la formación de hielo el papel principal, cosa que obligan a juzgar probable los experimentos de sobreenfriamiento sin lesión (invernación).

El hecho de que la presión osmótica no sea la única responsable de la resistencia al frío nos permite comprender que en las plantas perennifolias de la región mediterránea las curvas de la presión osmótica no muestran ninguna elevación durante el invierno (BR.-BL. y WALTER, 1931).

Igual que la resistencia a la desecación, en algunas especies es el ritmo interno («especies de resistencia estable»), en otras principalmente la temperatura externa («especies de resistencia lábil») la que determina las oscilaciones de la resistencia al frío.

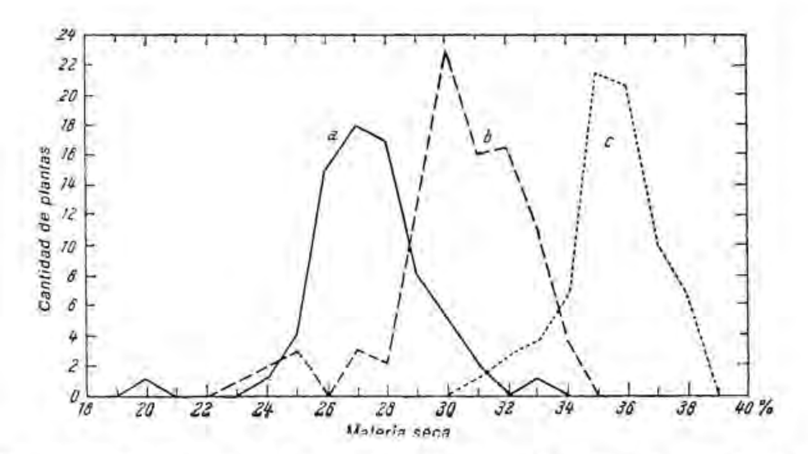


FIG. 109. Contenido en materia seca de individuos de pino albar de un año de distintas procedencias. Origen: *a*, alto Loire, Francia, 45°; *b*, Gylta, junto a Vasteras, 59°; *c*, campo experimental Svaltberget, cerca de Vindeln, 64° lat. N. (según LANGLET, 1935).

En los bosques planicaducifolios la periodicidad de la resistencia al frío es manifiesta: el peligro que corren los órganos por las heladas en Centroeuropa es máximo en abril y mayo, y mínimo en otoño e invierno. Las especies de distribución continental poseen normalmente, o por lo menos en invierno, órganos más resistentes a las heladas que los de distribución oceánica (TILL, 1956).

PISEK y SCHIESSL (l. c.) han estudiado la adaptación de *Pinus cembra* y *Loiseleuria procumbens* a temperaturas bajas. Esta última especie soporta sin ningún daño las temperaturas invernales más extremas en lugares sin nieve y expuestos al viento en los altos Alpes (véase también TRANQUILLINI, 1958).

A este respecto, debemos pensar en la afirmación de LANGLET (1935) que aportó la demostración de que la resistencia a la helada del pino albar varía simultáneamente con el contenido en agua de las hojas. Las razas del pino albar con un alto contenido de materia seca (más del 34%) son mucho más resistentes al frío que las de menor contenido (de 31 a 33%).

Del contenido en materia seca puede deducirse no sólo la resistencia a la helada, sino también el origen, tal como indican las curvas de la figura 109.

Resistencia a la sequedad. Tal como han demostrado ULMER (1937), PISEK y SCHIESSL (1947), PISEK y LARCHER (1954) y BIEBL (1962), el ritmo de la resistencia a la helada coincide con las variaciones anuales de la resistencia a la desecación. Ambas características son, en parte, endógenas condicionadas genéticamente, y en parte fenotípicas, por el clima. STOCKER (1954) habla de

resistencia plasmática y constitucional. Podemos hablar de especies y comunidades resistentes a la aridez, resistentes a la sequía y sensibles a la sequía.

El que esté interesado en cuestiones acerca de la resistencia a la sequía, que ya penetran profundamente en el campo de la Fisiología, encontrará una información suficiente en los trabajos de HENRICI (1946), ILJIN (1952), ECKARDT (1954), LEVITT (1956), BIEBL (1962) y especialmente en STOCKER (1952, 1954, 1956, con una amplia bibliografía).

ECKARDT (1954) ha demostrado que en la Francia meridional mediterránea, durante la sequía estival, se presenta un fuerte incremento en el valor de la presión osmótica, incluso en aquellas especies que poseen raíces capaces de alcanzar los horizontes húmedos del suelo.

El sistemático resumen de BIEBL (1962) da una visión muy clara de las investigaciones referentes a la resistencia a la sequedad y acerca de las posibilidades de las plantas para combatir o evitar la sequedad del hábitat. Se tratan todos los grupos sistemáticos, desde los bacterios hasta las fanerógamas. Considera las variaciones plasmáticas internas bajo la influencia del calor, además de las modificaciones adaptativas y las explica desde el punto de vista causal siempre que es posible.

Resistencia al calor. LEVITT (1956) y sobre todo O. L. LANGE (l. c., 1953, 1955, 1959, 1961) se han ocupado profundamente de este problema.

LANGE investigó las plantas vasculares de la zona templada, y entre ellas destaca *Erica tetralix,* especie atlántica, por las grandes oscilaciones de su resistencia al calor. El máximo de 50,5° se alcanzó en enero y la resistencia fue disminuyendo hasta 45° en mayo, para alcanzar un segundo máximo de 49° en agosto, que debe tomarse como una resistencia adaptativa a las elevadas temperaturas del hábitat.

Las observaciones termoeléctricas de la temperatura efectuadas por LANGE en los órganos asimiladores de plantas de desierto han mostrado que las temperaturas máximas de las hojas se acercan mucho al límite de su resistencia al calor. En algunas especies las hojas al sol están sensiblemente más frías que el aire, incluso en las horas más cálidas del día (hasta 15°). Alcanzan esta temperatura inferior gracias a la refrigeración a través de la transpiración, el proceso no se da, por tanto, en los arbustos genistoides afilos. La valoración sociológica de estas medidas autoecológicas puede aún hacerse esperar, pero en los musgos y líquenes presentan claras relaciones de las resistencias frente al calor y la sequedad respecto al hábitat y a la correspondiente comunidad vegetal.

Así los miembros del *Usneetum barbatae* de OCHSNER, propio de hábitats higrofíticos y umbríos, se caracterizan por una resistencia pequeña a la sequedad y al calor, mientras que las especies del *Fulgensietum continentale* de REIMER, de lugares xerofíticos, muestran una resistencia máxima a la desecación y al calentamiento. Los líquenes del *Fulgensietum* en un *Xerobrometum* poco denso del Kaiserstuhl dieron temperaturas máximas en el talo de 69,6° (LANGE, 1953). En julio mostraron constantemente una temperatura alrededor de 30° superior a la del aire, mientras que la temperatura de la superficie del suelo permaneció casi siempre igual a la del mismo.

Sobrecalentamiento. Un sobrecalentamiento acarrea daños en el protoplasma; también influye desfavorablemente sobre la fotosíntesis. El balance de los hidratos de carbono se vuelve negativo y la asimilación es inferior a la respira-

ción. Una serie de particularidades morfológicas y fisiológicas de las plantas pueden interpretarse como adaptaciones al sobrecalentamiento y también como protección frente a la transpiración excesiva.

Condiciones térmicas y periodicidad. Desde hace mucho tiempo se ha intentado calcular integrales térmicas a partir de datos de las estaciones meteorológicas y de relacionarlas con manifestaciones de la vida vegetal, como foliación, floración y fructificación. BOUSSINGAULT (1837) calculó simplemente las temperaturas medias por encima de los 0° que precedían al inicio de un determinado proceso vital. A. DE CANDOLLE (1856) escogió distintos puntos cero según la especie respecto de que se trate para los cálculos. MERRIAM (1898) realizó unas

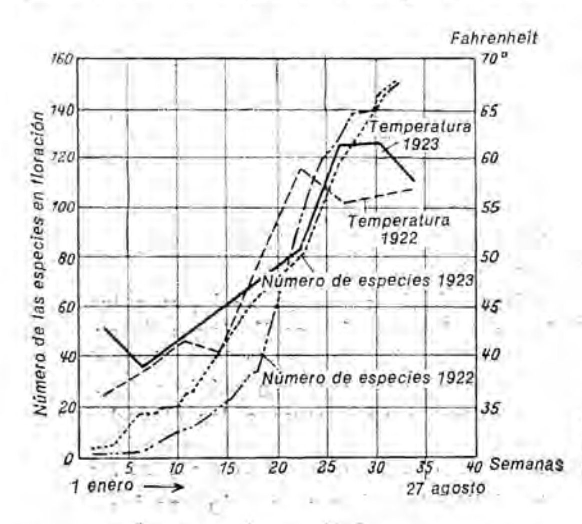


FIG. 110. Número de las especies de floración y aumento de la temperatura en el norte de Inglaterra (según MCCREA, 1924).

integrales térmicas de las medias diarias por encima de los 6° C. Dejando a un lado que para el cálculo de las integrales térmicas deberían tomarse las temperaturas del hábitat y no las del servicio meteorológico, los resultados de este método son tan imprecisos que apenas están proporcionados al trabajo que suponen.

Por el contrario, los mapas fenológicos caracterizan bastante bien, con curvas que unen los puntos de desarrollo simultáneo, el clima térmico general de una región y suministra también importantes conclusiones para la silvicultura y la agricultura. En este sentido son ejemplares, entre otros, los mapas fenológicos de Moravia y Silesia de NOVÁK y SIMEK (1926). No queda ninguna duda de que la periodicidad de los fenómenos vegetales se debe sobre todo a la sincronización de las especies vegetales con las oscilaciones de la temperatura.

MCCREA ha estudiado y representado mediante curvas la sucesión de estados de floración con respecto a la temperatura en el norte de Inglaterra (Fig. 110).

Ritmos de vegetación. En la mayoría de las comunidades vegetales pueden distinguirse dos o más «aspectos de floración» separados en el tiempo.

En el Chaparral californiano las especies se agrupan en cinco aspectos según su época de floración. El primer grupo florece en enero y febrero con una mínima media de 5° y una máxima de 10°. El segundo sigue en abril y mayo (mínima media 10°, máxima 15°), el tercero en junio (mínima media 15°, má-

xima 20°), el cuarto en julio (mínima media 20°, máxima 25°) y el quinto en septiembre, con una mínima media de 25° y una máxima media de 30° C. Las distintas olas de floración se desencadenaron por acción del calor creciente, según SETCHELL («Americ. Journ. of Bot.», 12, 1925), a intervalos regulares determinados por unos umbrales de aproximadamente 5° de diferencia entre unos y otros. El lado sociológico del estudio de los aspectos temporarios lo trataremos en las páginas 511 a 513.

Isotermas y límites de vegetación. Se ha intentado también muchas veces precisar la dependencia de límites importantes de vegetación con respecto al calor. Se ha dado importancia especial a algunas isotermas. Sin embargo, se olvidó



FIG. 111. Vegetación arqueocrática como reliquia de un período cálido. En la ladera sureste, cálida y protegida del viento, junto a Balcic en la costa norte del mar Negro, se encuentran los últimos arbustos de los *Quercetea ilicis* (*Jasminum fruticans, Smilax aspera, Coronilla emeroides,* etc.); en la meseta expuesta al viento, un pastizal con *Asphodeline lutea.* (Foto SAVULESCU.)

con frecuencia que los límites de vegetación sólo son homogéneos y comparables cuando se refieren a una especie determinada o, mejor aún, a una comunidad vegetal bien delimitada. Por ejemplo, el límite de los árboles y del bosque, tan discutidos, no constituyen biológicamente ninguna frontera climática homogénea y equivalente, ya que las especies de árboles que forman este límite reaccionan ecológicamente de modos distintos.

ENQUIST (1924) resalta sobre todo la importancia de las temperaturas extremas y su duración en la delimitación del área de distribución de las plantas.

Las condiciones del relieve adquieren aquí una gran importancia (Fig. 111).

Las temperaturas extremas determinan también muchas veces la delimitación de las comunidades vegetales, sobre todo cuando las temperaturas extremas invernales perjudican a las especies dominantes. El crudo invierno de 1962/63

perjudicó al *Quercetum ilicis* y al *Quercetum cocciferae* en los lugares expuestos al viento en Francia meridional, sobre todo en los límites del área de distribución.

Zonas térmicas. La temperatura media anual y las oscilaciones anuales son determinantes climáticas del carácter general de la vegetación. La temperatura media de una región depende de su situación con respecto al Ecuador; determina la disposición zonal de las grandes cinturas de vegetación en ambos hemisferios y en las laderas de las montañas. Esta ordenación básica sufre, sin embargo, muchas modificaciones y desplazamientos bajo la influencia de las variaciones de temperatura causadas por la situación en relación con las grandes masas continentales. Las temperaturas medias van disminuyendo desde el ecuador hacia los polos y las oscilaciones en la temperatura sufren un incremento; estas últimas aumentan también desde la costa hacia el interior de los continentes y del pie de las montañas hacia las cumbres.

El descenso de temperatura a medida que disminuye la distancia al polo es más rápido en el interior de los continentes que en la costa. Las grandes masas de agua actúan como amortiguadores porque su superficie está algo más fría por término medio en las latitudes bajas con respecto a los estratos inferiores del aire, y está bastante más caliente en las latitudes altas.

Las condiciones térmicas locales pueden verse influidas en gran manera por los vientos y las corrientes marinas.

TABLA 11. Oscilación media de las temperaturas entre los meses más cálidos y más fríos (según HANN)

°C					
Valentia (Irlanda)	Münster (Westfalia)	Varsovia	Orenburg	Irkutsk (490 m)	Nertschinsk (600 m)
7,8	16,0	23,0	36,9	39,2	51,8

Corrientes marinas y vientos. Las corrientes marinas frías actúan enfriando las regiones costeras.

Las corrientes que fluyen en dirección a los polos, como la corriente del Golfo, aportan aguas de mares cálidos y ceden calor a las capas aéreas inmediatamente superiores. Las colonias de vegetales submediterráneos (*Arbutus unedo, Rubia peregrina, Neotinea intacta, Adiantum capillus-veneris,* etc.) de Irlanda se presentan gracias a la acción de la corriente del Golfo, lo mismo que las reliquias de musgos y hepáticas terciarias. Posibilita asimismo la penetración de especies y comunidades atlánticas sensibles al frío hasta Noruega occidental y hasta las islas Feroe (Fig. 112).

Hay una corriente marina cálida a lo largo de la costa de Victoria en Australia con dirección Norte-Sur gracias a la que se presentan una serie de especies tropicales, como *Marsedia flavescens* y *M. rostrata* (asclepiadáceas), *Vitis hypoglauca* y *Passiflora cinnabarina,* entre otras, que no se encuentran en otros lugares de Victoria, ni en Tasmania. El límite repentino del área de distribución de esta flora hacia el Oeste está condicionado por otra corriente marina que va hacia el Este a lo largo de la costa del sur de Australia (PATTON, 1930).

La influencia térmica de los vientos sobre la vegetación puede ponerse de manifiesto por efectos favorables o desfavorables. En la Siberia occidental el viento helado del Norte hace disminuir la temperatura en varios grados, mientras que el viento cálido del Suroeste la hace aumentar.

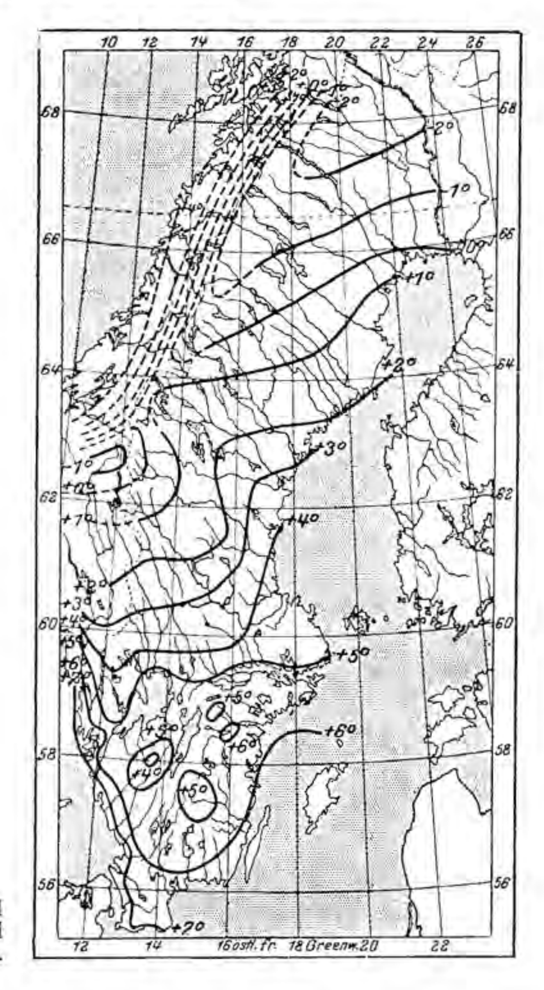


FIG. 112. Influencia de la corriente del Golfo sobre la temperatura media anual en Escandinavia (según H. E. HAMBERG).

Microclima y comunidades vegetales. La división fitogeográfica de la Tierra se basa en primer lugar en las grandes diferencias en la distribución de las temperaturas. Al fitosociólogo le interesan sobre todo las condiciones de temperatura en el hábitat de la comunidad vegetal y en los distintos estratos de la misma. Su conocimiento se ve favorecido por los trabajos fitosociológicos. El trabajo pionero de K. GEIGER acerca del microclima en general, «Das Klima der bodennahen Luftschicht» («El clima de la capa de aire cercana al suelo») (1950, 1961), da información sobre el tema y a él remitimos.

WOLFE, WARECHAM y SCOFIELD han realizado una investigación muy profunda acerca de medidas microclimáticas referentes a la vegetación en Neotoma Walley, Ohio; por desgracia no caracterizan suficientemente a las comunidades

vegetales correspondientes. En cambio, las investigaciones microclimáticas de QUANTIN (1935), PALLMANN y FREI (1943), FABIJANOWSKI (1950), RAABE y KOHN (1950), ZOTTL (1953), LANGE (1953), AULITZKY (1954, 1955), HORÁNSZKY (1957), BORNKAMM (1958), JAKUCS (1959) y REXER (1960) hacen referencia a comunidades bien definidas.

Vegetación y temperatura del aire. La cubierta vegetal actúa equilibrando las temperaturas. Esta acción aumenta con el número y la altura de los estratos. Las temperaturas extremas se aproximan bajo comunidades vegetales de dos o más estratos; las máximas son inferiores a las del terreno libre y las mínimas son superiores. De ahí el fenómeno general de que las plantas y comunidades más sensibles busquen la protección de los árboles y los arbustos, y tanto más cuanto más cercanos se hallen de los límites climáticos de su área de distribución (Fig. 113).



FIG. 113. Isoterma de 4,5° en enero y distribución de *Rubia peregrina* (según SALISBURY, 1926).

Esta necesidad de protección se pone claramente de manifiesto en los perennifolios *Ilex aquifolium* y *Daphne laureola* en sus localidades extremas de la zona prealpina, mientras que *Ilex* en la Europa atlántica crece totalmente libre formando magníficas comunidades de tipo arbóreo. El brusco (*Ruscus aculeatus*) y *Viburnum tinus* se comportan de un modo semejante en Europa meridional. Si quedan directamente expuestas al aire libre por una tala, morirán por acción del frío en las regiones con una mínima invernal media de −7° a −8° C. STEBLER y VOLKART (1905, pág. 76) dan datos acerca del efecto protector de árboles frutales aislados. La temperatura bajo los árboles frutales en los meses de febrero y marzo cerca del suelo es 1° ó 2° superior a la atmosférica. Debido a la captación de calor, gracias a la radiación por parte del árbol, cada uno o todavía más cada bosquete, en invierno constituye un foco más templado y resulta, pues, comprensible que la nieve se licúe bajo los frutales más deprisa y que la hierba crezca ahí más rápidamente [1].

[1] La rápida fusión se ve favorecida también por el goteo de la nieve ya licuada, que hace que la nieve se haga más compacta y aumenta la capacidad de conducción.

Desde el punto de vista sociológico el hábitat representado por la protección de los frutales constituye un enclave dentro del prado centroeuropeo del *Arrenatheretum elatioris*[1]. La característica florística de esta comunidad vegetal situada bajo la protección del frutal (asociación de *Corydalis cava* y *Gagea lutea*) se manifiesta en particular por geófitos de bulbo o rizoma, como *Arum maculatum, Allium ursinum, Leucoium vernum, Scilla bifolia, Tulipa silvestris, Gagea lutea, Muscari botryoides, Ranuculus ficaria, Anemone nemorosa* y *Adoxa moschatellina.* Son especies sensibles al frío que caracterizan bien los climas templados locales bajo los viejos frutales de gran tamaño en los grandes valles alpinos (valles del Ródano, del Rhin, etc.). Permanece verde y brota también en invierno una vegetación herbácea sensible al frío bajo la protección del bosque del *Fraxino-Carpinion.* Las especies atlánticas penetran al máximo hacia Europa oriental en los bosques del *Quercion robori-petraeae* y del *Fraxino-Carpinion,* mientras que no se presentan en las comunidades centroeuropeas de pastizales secos.

Curvas diarias. Para representar las condiciones térmicas en una comunidad vegetal pueden bastar, con fines comparativos, y si no se tienen observaciones más prolongadas, las curvas diarias obtenidas simultáneamente en diferentes asociaciones. Estas comparaciones pueden mostrar en algunos casos unas diferencias muy notables, sobre todo si se han realizado en días claros.

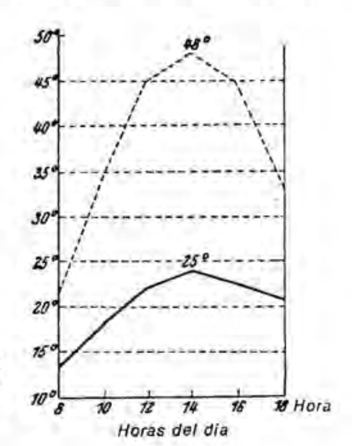


Fig. 114. Curva de temperaturas el 14 de agosto de 1936 en dos asociaciones de pastizales en la llanura de Montpellier, *Brachypodietum ramosi* (arriba) y *Molinietum mediterraneum* (abajo) (de Roi, 1937).

Roi (1937) ha medido la temperatura en uno de los días más cálidos del verano de 1936 en la superficie del suelo en un prado del *Molinietum mediterraneum* en Montpellier, mientras Wraber realizó al mismo tiempo medidas comparativas en el *Brachypodietum ramosi* de la garriga (Fig. 114).

La curva del *Brachypodietum* muestra una oscilación diaria enorme, mientras que la del *Molinietum* se eleva poco, incluso al mediodía. La temperatura del *Brachypodietum ramosi* es casi el doble de la del *Molinietum* al mediodía. Este último es como una salpicadura de la vegetación centroeuropea en la mediterránea que debe considerarse como una reliquia de la época glacial y muestra unos valores anormalmente bajos para esta región.

[1] De todos modos, también está determinada por las condiciones de luz.

Temperaturas en las asociaciones. QUANTIN (1935) ha realizado medidas cuantitativas en 13 asociaciones en el Jura meridional. Distribuyó las observaciones diarias en tres series, ya que resulta imposible leer las medidas en todas las asociaciones. La lecturas se efectuaron tres semanas para cada serie y para cada estación del año.

Se leyó durante todos los días del año en el *Querco-Lithospermetum* como asociación *standard*. La media anual y la oscilación media medida simultáneamente en las asociaciones unistratificadas de pedregales, landas y pastizales dieron los siguientes valores:

	Media anual	Oscilación media
Thlaspion rotundifolii: Petasitetum paradoxi, subasociación de *Dryopteris robertiana*	8,1	7,8
Stipion calamagrostidis: Kentranthetum	13,4	13,1
Xerobromion: Anthylli-Teucrietum	15,0	17,6
Xerobrometum lugdunense	13,1	10,9
Mesobromion: Mesobrometum	8,9	8,9
Asociación de *Chlora perfoliata*	11,7	9,5
Ulicion: Calluno-Genistetum	9,6	9,6

Estas cifras permiten una primera comparación entre los climas térmicos de distintas comunidades. Explican también la presencia de xerófitos submediterráneos en el *Anthylli-Teucrietum* con grandes oscilaciones térmicas y de especies montanas en la fría subasociación del *Dryopteris robertiana.*

Disponemos de curvas de la marcha diaria de la temperatura en tres comunidades subalpinas vecinas entre sí: el *Thlaspion rotundifolii,* el *Caricetum firmae* y el *Mugo-Ericetum;* las medidas fueron realizadas por ZÖTTL en Schachen en los Alpes bávaros (1840 m) (Fig. 168, pág. 277).

Llama la atención que la comunidad del pastizal está sometida a mayores oscilaciones que el pedregal; se calienta más intensamente y se enfría por irradiación durante la noche unos 4° ó 5° más.

Clima térmico en comunidades pluristratificadas. Los informes anuales de MÜTTRICH acerca de las observaciones de las estaciones meteorológicas forestales nos dan datos acerca del clima térmico en los bosques y en terreno libre. El promedio a lo largo de dieciocho años dio una amplitud térmica 2,2° inferior a la del terreno libre en 17 hayedos de distintos puntos de Alemania. La máxima media de temperatura fue 1,6° inferior a la temperatura del terreno libre medida simultáneamente y la mínima media fue 0,6° superior. En los bosques de abeto rojo la oscilación diaria fue 2,6° inferior al terreno libre y 1,9° en el bosque de pino albar.

El aplanamiento de la curva al pasar del pastizal al bosque es característico. El máximo absoluto en el bosque bajo de *Quercus ilex* a principio de julio fue de 28°, en la garriga de *Quercus coccifera* de 38° y en el pastizal del *Brachypodietum ramosi* de 48° C (véase Fig. 115).

Las medidas comparativas de este tipo realizadas bajo las mismas condiciones externas y en todas las estaciones del año dan una buena visión de las condiciones térmicas de las comunidades.

Las curvas diarias pueden obtenerse simultáneamente para varios factores climáticos (calor, humedad atmosférica, evaporación, viento, etc.).

La temperatura media anual en un clima templado es algo inferior en el interior del bosque que en terreno libre; según BÜHLER, en un bosque de abeto rojo es de 0,9 a 1,3° por término medio y en un hayedo de 0,1 a 0,7° C (véase también BURGER, 1931, 1933).

La temperatura aumenta de abajo arriba en el interior de los bosques en días calurosos y tranquilos, y desciende en los días fríos o ventosos. Las copas constituyen durante la noche la superficie irradiante y la vegetación inferior está protegida frente a la irradiación. A pesar de ello, no aumenta la temperatura, ya que normalmente el interior es mucho más frío que las copas, porque el aire frío desciende en virtud de su mayor peso específico.

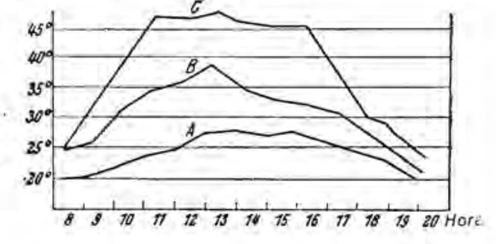


FIG. 115. Curvas diarias de la temperatura (*A*) en un bosque bajo de *Quercus ilex* (10 cm por encima del suelo), (*B*) en el matorral del *Quercetum cocciferae* a 120 cm sobre el suelo, (*C*) en el pastizal seco del *Brachypodietum ramosi* (10 cm sobre el suelo) (Montpellier, 4 de julio de 1933) (de BR.-BL., 1936).

Durante el verano el clima del bosque es algo más frío durante el día debido a que la evaporación está algo disminuida y a la sombra; es más cálido durante la noche. En invierno las mínimas son sólo un poco superiores en el bosque que en terreno libre.

QUANTIN (1935) compara las temperaturas de cuatro comunidades forestales en la Europa central. Las poblaciones estudiadas procedían de lugares lo más iguales posible, con igual clima general (media anual de 9 a 9,5°, precipitaciones de 1150 a 1200 mm) y en lo posible con la misma exposición: *Aceri-Fraxinetum* (320 m, desfiladero abierto hacia el NW.), *Querco-Carpinetum* (520 m, exposición NE.), *Fagetum praealpino-jurassicum* (600 m, N.) y *Querco-Lithospermetum* (425 m, SW.)

La buena concordancia de los valores promedio en las tres asociaciones centroeuropeas del orden *Fagetalia* es digna de ser señalada. Por el contrario, el *Querco-Lithospermetum* perteneciente al orden meridional de los *Quercetalia pubescenti-petraeae*, con muchas especies termófilas, tiene una temperatura media casi 4° superior. Las oscilaciones medias diarias son aquí máximas; son mínimas en el *Aceri-Fraxinetum* que prefiere hábitats con clima de carácter oceánico.

TABLA 12. Temperaturas medias (y oscilación diaria media) en cuatro asociaciones de bosque en el Jura meridional (según QUANTIN).

	Aceri-Fraxinet.	*Querco-Carpinet.*	*Fagetum praealp.-jur.*	*Querco-Lithosp.*
Primavera (18 mayo a 7 junio)	11,7 (3,9)	13 (6,4)	13,1 (8,1)	16,5 (9,8)
Verano (8 agosto a 28 agosto)	16,7 (3,5)	18,2 (4,1)	19,2 (9)	22,2 (9,7)
Otoño (30 octubre a 19 noviembre).	2,9 (4,5)	4,4 (8,3)	5,2 (10)	9,5 (9,5)
Invierno (25 enero a 14 febrero) ...	0,8 (6,7)	0,8 (6,1)	1,4 (3,6)	3,8 (7,7)
Temp. media de las 12 semanas ...	7,9	9,1	9,7	13,2

Observación continua según Pallmann. Para comparar las condiciones térmicas medias de las comunidades vegetales basta con medir las temperaturas en el estrato superior del suelo. De este modo se evitan errores que podrían darse en las medidas de temperaturas atmosféricas.

H. PALLMANN ha introducido un método químico para la comparación y caracterización climática de las comunidades. Este método permite determinar temperaturas medias durante períodos de tiempo más o menos largos.

El método se basa en el hecho de que la velocidad de inversión de una ampolla de vidrio que contiene de 20 a 50 cm^3 de una solución tampón líquida de azúcar de caña es dependiente de la temperatura. Remitimos al trabajo original de PALLMANN, EICHENBERGER y HASLER (1940) para los detalles del método. Con este método se han realizado una serie de medidas en las comunidades forestales del Parque Nacional Suizo.

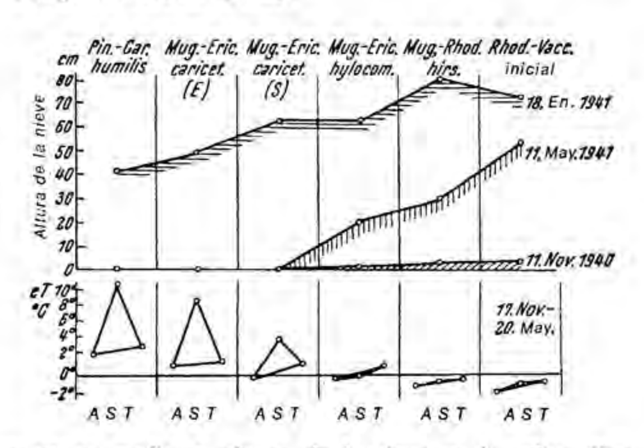


FIG. 116. Temperaturas medias y alturas de la nieve en la colina Plan da Posa en el Parque Nacional Suizo, 1900 m. *A*, temperatura atmosférica; *S*, superficie del suelo; *T*, temperatura del suelo. (PALLMANN y col., 1940.)

La figura 116 da los resultados de una serie de medidas comparativas en la colina de Plan da Posa, a 1900 m.

Las comunidades forestales investigadas son: A. *Pino-Caricetum humilis*, en una ladera abrupta expuesta al S., inclinación 35°, abierto. B. *Mugo-Ericetum caricetosum*, exposición E., inclinación 15°, bastante abierto. C. *Mugo-Ericetum caricetosum*, exposición S., inclinación 10°, denso. D. *Mugo-Ericetum hylocomietosum*, exposición NW., inclinación 20°. E. *Mugo-Rhododendretum hirsuti*, exposición N., inclinación 30°. F. *Rhododendro-Vaccinietum*, fase inicial, exposición N. al pie de la ladera.

Este método de la inversión del azúcar permite conocer también la amplitud térmica de una asociación, ya que se pueden colocar las ampollas en todos los lugares que se quiera de una asociación.

Varios autores han utilizado y mejorado el método de PALLMANN.

M. BACH (1962) lo utilizó en medidas a largo plazo que tenían como finalidad principal determinar la dependencia respecto a la temperatura de especies de *Polytrichum* y otros musgos.

SCHMITZ y VOLKERT (1959) exponen cuidadosamente su utilización en ejemplos de distintas comunidades de bosques.

Aparte de esto, BERTHET (1960) se ocupó de simplificar el método y de extender sus posibilidades de utilización. Propone:

1. Esterilización de la disolución con antisépticos.
2. Modificación del pH de la disolución para acelerar la inversión.
3. Determinación de la relación entre velocidad de inversión de la sacarosa y temperatura. Utilización de la ley de ARRHENIUS.

AULITZKY (1961) ha utilizado un procedimiento de medidas continuas con registro en investigaciones de la temperatura en el lindero del bosque en Ötztal. Estudió las temperaturas extremas en tres lugares a profundidades entre 0 y 100 cm en el suelo a lo largo de cuatro años y las representó gráficamente. Trata de los pros y los contras de su método de medida en las difíciles condiciones de la alta montaña y considera también los métodos de PALLMANN y FREI, así como de LÜDI.

Los aparatos habituales registradores de la temperatura son caros y no pueden utilizarse en todas las comunidades.

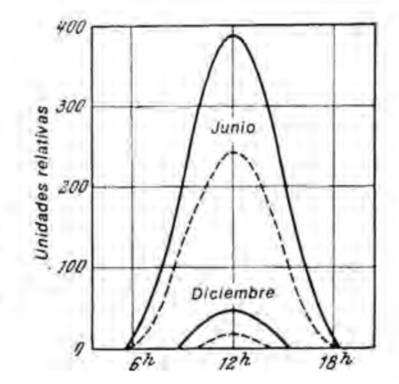


FIG. 117. Variación diaria de la radiación solar directa en junio y diciembre. Intensidad de la radiación ultravioleta (UV B) en unidades relativas de Davos (de MÖRIKHOFER, 1959).

—— Davos
--- Basilea

Condiciones térmicas y relieve. Ya hemos tenido oportunidad varias veces de tratar la influencia del relieve sobre las condiciones térmicas, que actúan en la constitución de climas locales especiales (véase Fig. 116).

Cuanto más accidentado sea el relieve, más intensamente se manifestarán las diferencias en la vegetación que se basan en la altitud sobre el nivel del mar, la exposición o la inclinación de las laderas. Su grado de influencia aumenta en general de Sur a Norte y del pie a la cumbre de las montañas.

Altitud. A medida que aumenta la altitud sobre el nivel del mar se incrementa el efecto de las radiaciones; lo mismo sucede con las radiaciones térmicas o la intensidad de la radiación ultravioleta (Fig. 117).

Sin embargo, la temperatura media anual desciende y lo hace a razón de 0,50 a 0,55° cada 100 m de altura en las montañas no tropicales (Alpes suizos, 0,525; MÖRIKOFER, 1959).

Este descenso térmico tiene como consecuencia un acortamiento correspondiente en el período de vegetación. Observaciones a lo largo de dieciséis años en los Alpes septentrionales dieron como resultado que el período de vegetación promedio sin nieve es de ocho a nueve meses a 1000 m de altura sobre un llano, de siete a ocho meses a 1500 m, de seis meses a 1800 m y de unos tres meses

y medio a 2400 m. La figura 118 representa el tiempo con y sin nieve en las laderas de solana y umbría en el valle del Inn en el Tirol.

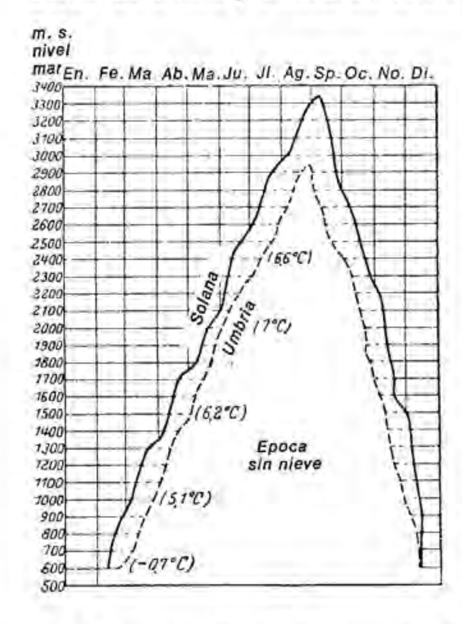


FIG. 118. Innivación y fusión de la nieve en las laderas de solana y umbría en el valle medio del Inn. (Fechas promedio de 16 años de observaciones.) Se indica la temperatura atmosférica en el tiempo de fusión de la nieve (según F. v. KERNER en C. SCHRÖTER, 1913).

La frecuencia de las nevadas depende de la altitud y la latitud. Como regla aproximada puede aceptarse para Suiza que el número de días de nevada corresponde a la veinteava parte de la altitud sobre el nivel del mar en metros (figura 119).

MÖRIKOFER y PERL (1944) han investigado la dependencia de la duración de la nieve con respecto a la cantidad media de nieve en invierno a medida que aumenta la altitud sobre el mar en los Grisones.

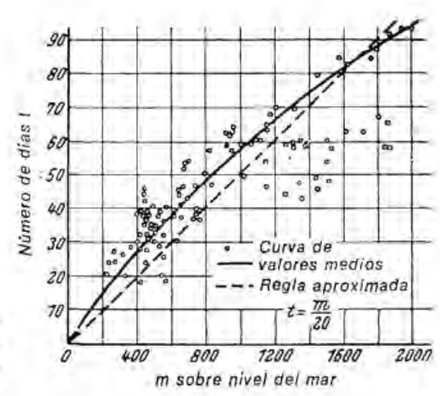


FIG. 119. Número de los días de nevada en Suiza en función de la altitud de la localidad, en el año 1947 (según BUCHER en N. Z. Z., Nr. 356).

El acortamiento en el período de vegetación tiene como consecuencia una aceleración de los procesos vitales, en especial de la floración y la fructificación. En la alta montaña, en el borde de las nieves perpetuas, aparece el mismo cuadro en cuanto a la fructificación que en los países desérticos y esteparios. Las

semillas de las plantas de ventisquero del *Salicion herbaceae* del piso alpino superior pueden germinar bien a pesar de que el período de vegetación sea muy corto (véase pág. 529).

Altitud media. Si el clima tiende más a condiciones oceánicas, tal como sucede en las cumbres de las montañas aisladas, la mayoría de los límites superiores experimentan un descenso. Las elevaciones extensas favorecen, por el contrario, el ascenso de muchos límites.

La altitud media del territorio afecta en primer lugar las condiciones térmicas. Según QUERVAIN (1903), el aumento de la altitud media va paralelo a una elevación de las superficies isotermas, favorecida por la radiación incidente y por el calentamiento dinámico y un menor enfriamiento de las superficies ele-

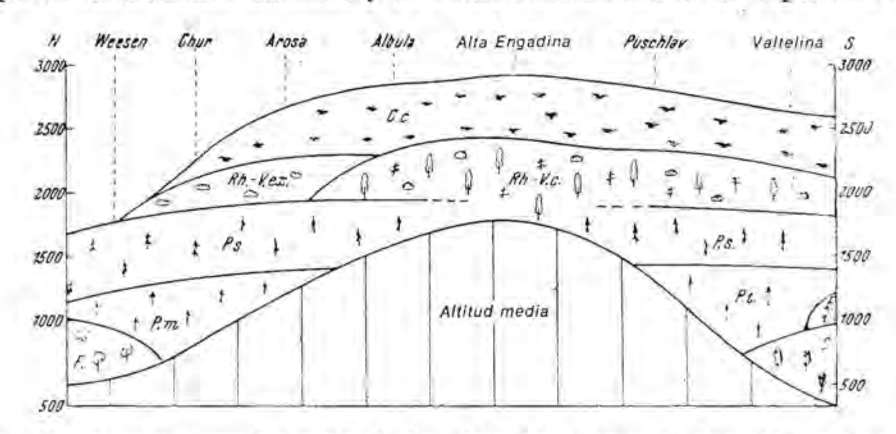


FIG. 120. Corte transversal a través de los Alpes (N.-S.) entre Linth y Adda y situación de los pisos altitudinales. *C.c. Caricion curvulae, Rh.-V. ex. Rhododendro-Vaccinietum extrasilvaticum, Rh.-V.c. Rhododendro-Vaccinietum cembretosum, P.s. Piceetum subalpinum, P.m. Piceetum montanum, P.t. Piceetum transalpinum, F. Fagetum praealpinum, O. Orneto-Ostryon.*

vadas. Esta característica térmica es motivo de que muchos límites asciendan hacia el centro del área elevada. CHRIST (1879) habló ya de las tierras altas de los Grisones como del Tibet suizo, e indica la alta situación del límite del bosque en Engadina y en el valle de Münster. La región de Monterosa cerca de la Engadina presenta en los Alpes una fuerte elevación de las superficies isotérmicas, especialmente durante las horas del mediodía (véase Fig. 121b, página 220).

Los límites más altos de vegetación y de cultivos de Suiza se encuentran también en el Valais central y la Engadina.

De todos modos, la elevación del terreno no es la única responsable. Está igualmente relacionada con las escasas precitaciones. Los límites elevados de vegetación coinciden con los centros de la vegetación xerofítica de los Alpes interiores y la relación es aún más estrecha que la que existe con la altitud media del terreno (BR.-BL., 1961; Fig. 155).

Exposición. La distribución de muchos límites altitudinales que oscilan hacia arriba y hacia abajo, es función esencialmente de la orientación. La representación gráfica de la fusión de la nieve (Fig. 118) pone de manifiesto la prioridad de la cara Sur con respecto a la septentrional. A. DE CANDOLLE (1856) y

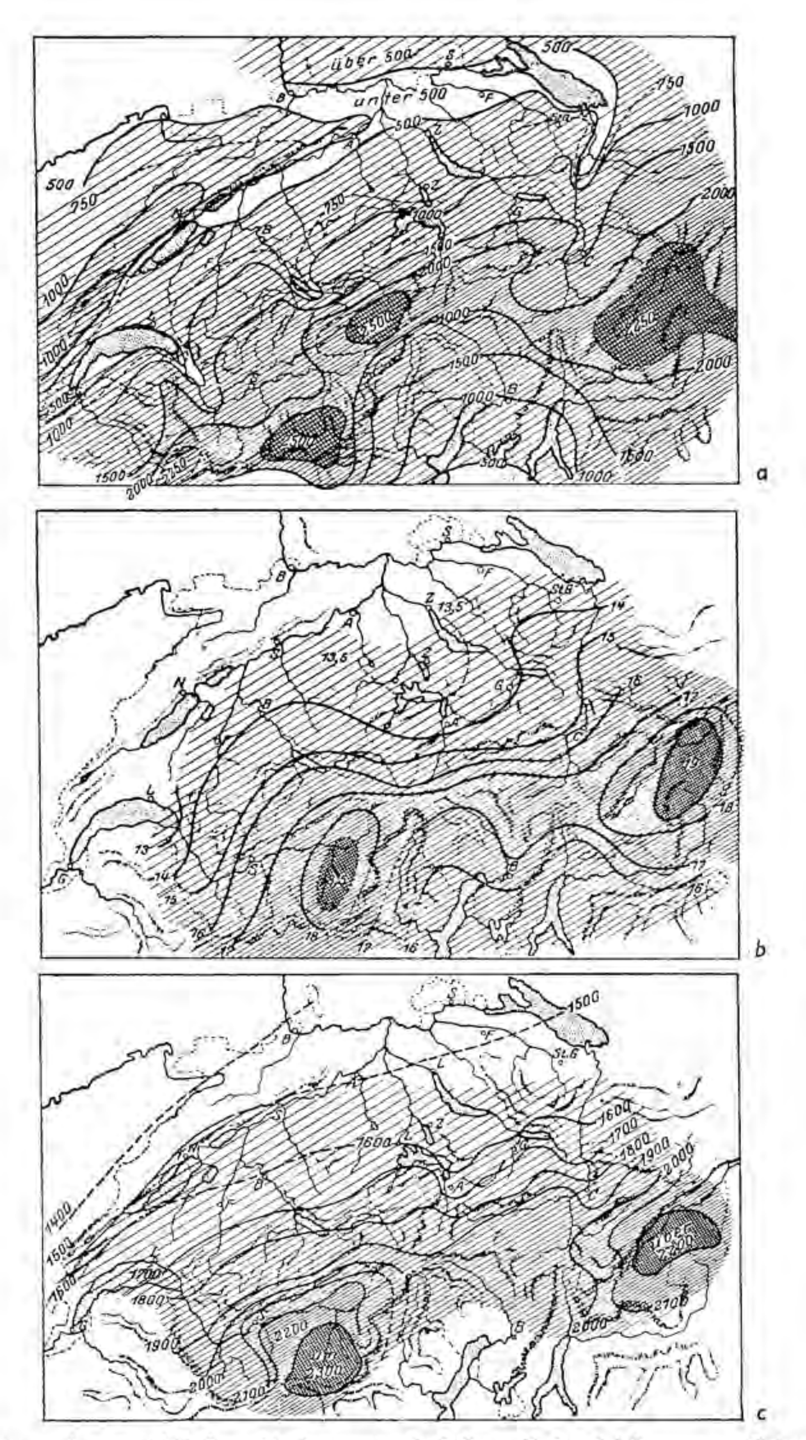


FIG. 121. *a*, *b* y *c*. Altitud media, isotermas de julio y límite del bosque en Suiza (según DE QUERVAIN, H. LIEZ y E. IMHOF).

SENDTNER (1854) han considerado ya esta circunstancia. SENDTNER empleó mucho tiempo y fue constante en la determinación de los límites altitudinales en las diferentes exposiciones. En Baviera meridional encontró casi siempre los límites más altos en la orientación Suroeste y los más bajos en la Norte y Noreste, con una diferencia máxima de 213 m para *Picea abies* y de 140 m para *Alnus viridis*.

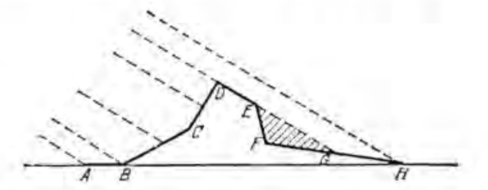


FIG. 122. Diferencias en la insolación (según DE MARTONNE). *C-D* recibe la radiación más intensa, *D-E* la menor, *E F G* permanece a la sombra.

Las diferencias en el curso del límite de los árboles en los Alpes centrales de los Grisones orientales son muy inferiores; tal como muestra la figura 121, el límite superior del cembro es incluso algo superior en exposición Norte que en cualquier otra. Actualmente es muy difícil establecer el recorrido del límite climático de los árboles debido al pastoreo.

El procedimiento de SENDTNER (1854, pág. 257) para corregir los límites de altitud con respecto a una exposición media no es válido, porque las plantas reaccionan de diversos modos frente a la orientación. Los heliófitos y plantas que buscan la luz alcanzan sus máximos de altitud en exposición al Sur, mientras que las plantas y comunidades de sombra lo alcanzan en exposición al Norte, Noroeste o Noreste.

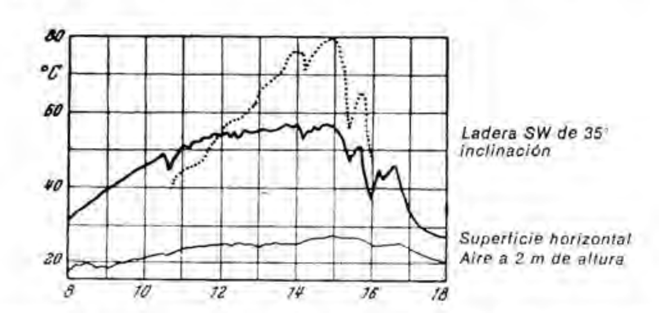


FIG. 123. Variación diaria de la temperatura atmosférica. A 2 m de altura, sobre una superficie horizontal y en una ladera de 35° orientada al SW. (según TURNER, 1957).

Las diferencias en la radiación que llega a las laderas Norte y Sur de las montañas son muy superiores a las del llano. Según RÜBEL, la suma de luz es de 1,6 a 2,3 veces superior en exposición al Sur que al Norte. Las grandes diferencias entre la vegetación de las laderas Norte y Sur vienen también condicionadas sin duda alguna por la distribución de la luz.

Incluso de las situaciones más altas se citan temperaturas máximas del suelo sorprendentemente elevadas, como, por ejemplo, las de TURNER (1958) en el valle de Ötz. El horizonte superior oscuro de humus crudo se calentó a principios de julio hasta 80° C en una ladera de 35° orientada al SW. (curva diaria, véase Fig. 123).

Si se considera la vida orgánica en su conjunto, destacan sin más las condiciones favorables de las laderas sur, suroeste y sureste. En los Alpes suizos orientales la vida vegetal asciende unos 400 ó 500 m más en la cara sur que en la norte. La ladera norte del Piz Languard en Pontresina tiene glaciares a partir de 2800 m, mientras que en la cara sur, a 3150 m, todavía se ven manchas de *Caricetum curvulae,* y por encima de los 3200 m aún se encuentran más de 40 fanerógamas.

Los límites «climáticos» medios son inferiores en la ladera sur a los límites reales «orográficos», y en la ladera sur, superiores. En algunos casos pueden apreciarse desviaciones importantes. Así, en la alta Engadina el límite orográfico del pastizal en orientación sur sobrepasa los 2900 m y en la umbría se queda ya a 2600 m. La asociación de *Carex curvula* alcanza hasta 3050 m en la ladera sur del Piz Sesvenna, pero en la cara norte se detiene ya a 2650 m. La flórula culminal de las mayores elevaciones se refugia en los lugares protegidos de la ladera sur en busca de calor.



FIG. 124. Habitaciones veraniegas y cultivos en la solana; bosque de abeto rojo subalpino y montano en la umbría, Remüs, 1200 m, Baja Engadina. (Foto R. GRASS.)

Los sembrados, frutales y viñedos más elevados se encuentran, junto a los pueblos más altos, en la ladera sur. Las laderas de umbría de las montañas quedan generalmente ocupadas por los bosques (Fig. 124).

En los países secos, ya en la Europa meridional, la zona de la umbría ofrece mejores condiciones de mantenimiento y regeneración a los bosques y lleva una flora más exuberante y rica en especies, que influye a su vez en la formación de humus y en el grado de acidez del suelo.

Acerca de las condiciones térmicas extremas de las dolinas, ver pág. 234.

Los dos ejemplos siguientes ilustran numéricamente las diferencias de temperatura que se dan entre distintas exposiciones.

La temperatura medida junto a la superficie del suelo muestra diferencias mucho más acentuadas que a 5 ó 10 cm sobre el suelo, donde las corrientes de

Tabla 13. Temperaturas en la superficie del suelo y a 10 cm de altura en las vertientes norte y sur de una pequeña colina en la estepa polaca junto a Sandomierz el 12 y 13 de agosto (según Dziubaltowski)

Hora del día	8	10	12	14	16	18	20	22	2	4	6	8
Superficie del suelo:												
ladera sur, °C	21,4	26,0	31,0	**36,2**	32,5	25,4	19,8	17,4	**15,0**	13,8	14,8	19,0
ladera norte, °C	14,1	15,8	16,0	17,1	**19,0**	17,4	14,2	12,6	**11,0**	10,6	11,7	13,4
Estrato herbáceo a 10 cm de altura:												
ladera sur, °C	19,4	19,6	20,1	**22,6**	21,6	17,8	14,0	12,8	10,0	**9,8**	13,2	16,8
ladera norte, °C	15,9	16,6	18,0	19,0	**20,2**	18,4	14,0	12,6	10,4	**10,0**	13,0	15,8

viento ponen claramente de manifiesto sus efectos compensadores. Las diferencias térmicas entre los estratos arbóreos situados en orientación distinta se equilibran más fácilmente en una región con pequeñas colinas que en las montañas, donde la acción protectora de las laderas acentúa las diferencias incluso en los estratos superiores.

Bujorean estudió en 1936, a lo largo de un año, las temperaturas extremas de las comunidades vegetales de las laderas norte y sur de una colina de 36 m de altura en Cluj. Obtuvo las curvas representadas en la figura 125.

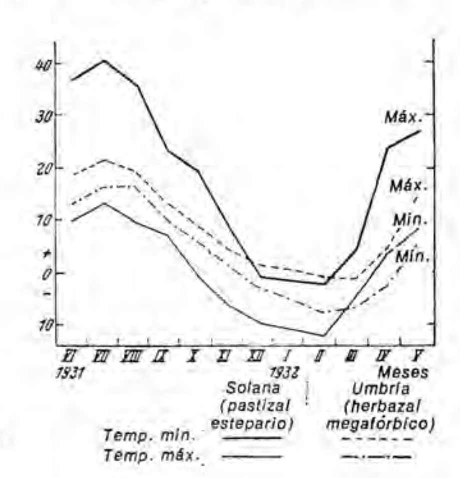


Fig. 125. Curso de las temperaturas extremas medias mensuales (según Bujorean, 1936).

La ladera sur está habitada por un pastizal estepario próximo al *Festucion vallesiacae,* donde predominan *Stipa pulcherrima, St. lessingiana, Carex humilis, Centaurea trinervia, Inula ensifolia* y *Salvia nutans;* en la ladera norte predominan las hierbas altas, como *Laserpitium latifolium, Phlomis tuberosa, Ajuga laxmannii,* etc., y algunos arbustos (*Evonymus europaeus, Viburnum opulus* y *V. lantana,* entre otros).

La oscilación anual de la temperatura en la cara sur no es inferior a 71°, y en la norte tan sólo de 38°; la máxima media en la solana es de 18° y en la

umbría de 9°; la mínima media en exposición al sur es de 0,6° y al norte 3,7° C. El período sin heladas fue en la cara sur cuarenta y dos días más corto que en la norte.

Las condiciones extremas de temperatura de la ladera sur explican las posibilidades de supervivencia de la vegetación esteparia, reliquia dentro de una región de clímax forestal.

Diferencias en la temperatura del suelo. Las variaciones de la temperatura del suelo en las distintas orientaciones son válidas incluso en el estrato más profundo de las raíces y son más significativas ecológicamente que las diferencias en la temperatura atmosférica. Tenemos información en tal sentido a través de las observaciones de KERNER en los Alpes del Tirol (Fig. 126).

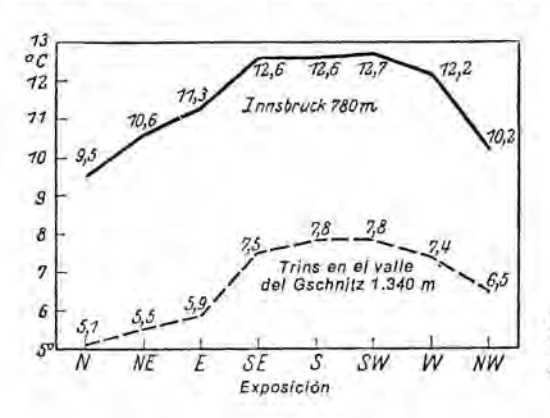


FIG. 126. Influencia de la exposición sobre la media anual de la temperatura del suelo a 80 cm de profundidad (curva según datos de KERNER, 1867 a 1869).

Los prácticos de la silvicultura se han ocupado también de la influencia de la orientación sobre la temperatura.

BÜHLER (1918, pág. 238) demostró que durante todo el tiempo de vegetación la temperatura del suelo en Zürich a 5 cm de profundidad es superior a la atmosférica en todas las orientaciones, a excepción de la norte. Las diferencias son máximas en pleno verano y al mediodía. La temperatura del suelo alcanzó, por ejemplo, el 23 de agosto a las trece horas, a una profundidad de 3 a 5 cm, los 38°, mientras que la atmosférica a la sombra y al mismo tiempo dio 28,2°.

Por el contrario, las diferencias de exposición bajo la densa capa de unas hayas frondosas de veinte años de edad no implican variaciones en la temperatura del suelo.

SHREVE, BATES, GAIL y otros han estudiado, con norteamericana generosidad, el problema de la influencia de la orientación sobre la vegetación.

SHREVE colocó a 2130, 2440 y 2740 m de altitud en las montañas Catalina de Arizona unos termómetros con registro automático a 10 cm de profundidad en el suelo de comunidades vegetales naturales. Realizó estas observaciones de mayo a septiembre y obtuvo como resultado numérico que las diferencias en la temperatura del suelo entre las caras sur y norte aumentan con la altitud sobre el nivel del mar. Los grandes contrastes entre la vegetación de las laderas norte y sur en localidades altas de la montaña están de acuerdo con estos resultados.

Perfiles transversales. BATES (1923) da un perfil transversal, muy expresivo desde el punto de vista microclimático, a través de un valle de dirección

este-oeste en las Montañas Rocosas (véase Fig. 127). La inclinación de las laderas era de unos 25°. En promedio, la elevación de la temperatura en la ladera sur corresponde a una evaporación superior y a una disminución de la humedad del suelo, tal como cabía esperar. Las temperaturas máximas de la superficie del suelo en la exposición sur parecen decisivas para la composición del estrato arbóreo, ya que pueden afectar a muchas plántulas. Las de *Pinus ponderosa* parecen ser las más resistentes, crecen rápidamente y con raíces bastante profundas.

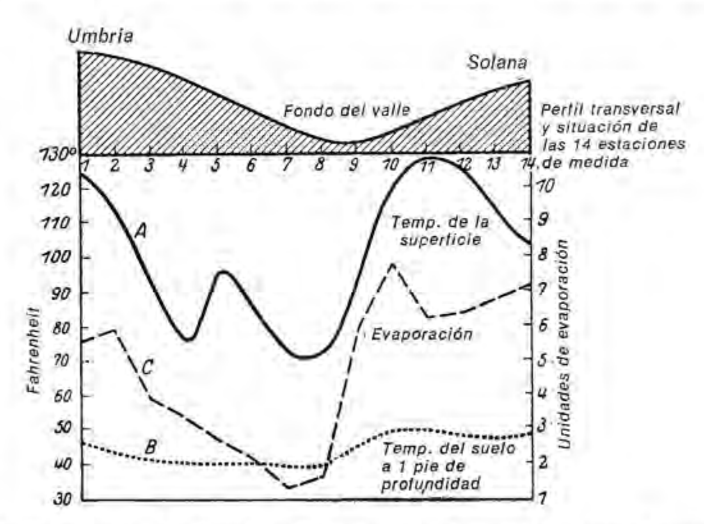


FIG. 127. Perfil transversal microclimático a través de un valle que discurre de Este a Oeste en las Montañas Rocosas, Colorado; muestra la influencia de la exposición sobre la temperatura de la superficie (*A*), la temperatura del suelo (*B*) y la evaporación (*C*). (Media de julio y agosto; construido según BATES.)

Las dos laderas de los Andes, a la altura de Mendoza y Valparaíso, presentan unas diferencias enormes en cuanto a flora y vegetación. Al Este hay una vegetación xerofítica ordenada en distintos pisos y en el lado de Chile un bosque planifolio muy frondoso.

Si sucede que la ladera que queda sin precipitaciones corresponde a la ladera sur de la montaña, las diferencias debidas a la exposición se ven acentuadas al máximo (estribaciones meridionales de los Alpes berneses en Suiza, los Alpes de Ötztal en el Tirol, ladera sur del gran Atlas). Según GAIL (1921), estas condiciones extremas reinan también en las montañas de Idaho. La humedad relativa media en verano en la cara noreste es un 22% superior que en la cara suroeste sometida a la acción del viento.

La evaporación máxima coincide con la humedad mínima del suelo (figura 128). Por ello, en la exposición suroeste todas las plantas anuales están quemadas a principios de agosto. El árbol forestal predominante es aquí *Pinus ponderosa,* que soporta bien la sequedad, mientras que en la ladera noreste predominan los bosques más mesófilos de *Pseudotsuga.*

Hemos estudiado con PALLMANN comparativamente las condiciones térmicas de distintas comunidades vegetales en el marco de las investigaciones fitosocio-

lógicas y edáficas realizadas en el Parque Nacional Suizo. Fue especialmente favorable para estudios comparativos la colina del Plan de la Posa, junto a Fuorn (1920 m).

Allí predominan: en la ladera sur muy inclinada el *Pino-Caricetum humilis* abierto, en exposición este y poca pendiente el *Mugo-Ericetum caricetosum humilis,* en exposición oeste el *Mugo-Ericetum hylocomietosum,* en exposición norte el *Mugo-Rhododendretum hirsuti* y un estadio inicial del *Rhododendro-Vaccinietum.* Representamos gráficamente las diferencias en las temperaturas atmosféricas, del suelo y de su superficie desde el 17 de noviembre hasta el 20 de

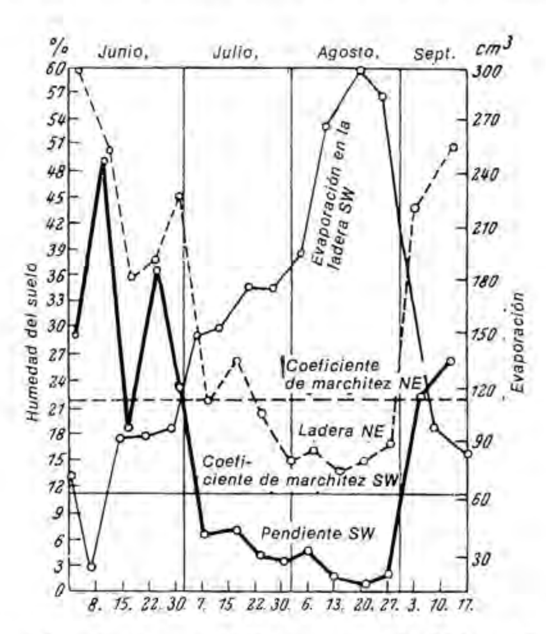


FIG. 128. Humedad del suelo durante 1915 en exposición SW. y NE., evaporación en la ladera SW. y coeficiente de marchitez (según F. W. GALL).

mayo y bajo la capa de nieve (véase Fig. 116). Su influencia sobre la composición y distribución de las comunidades, así como en la formación del suelo, es enorme (véase BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954).

El suelo húmico carbonatado inicial corresponde al *Pino-Caricetum humilis,* el suelo carbonatado subalpino poco profundo al *Mugo-Ericetum caricetosum humilis,* el suelo húmico carbonatado, forestal, subalpino, degradado al *Mugo-Ericetum hylocomietosum,* y el suelo húmico, carbonatado, forestal, subalpino, extremadamente degradado al *Mugo-Rhododendretum hirsuti* (perfiles, véase página 441).

La acción de la orientación de la ladera se ve también influida por su pendiente y por la conformación del suelo por encima de la ladera.

En todas partes se presentan diferencias en la vegetación, que coinciden con la orientación de las laderas. Sólo se presentan en exposición sur el *Ononi-Pinetum, Mugo-Ericetum caricetosum humilis, Junipero-Arctostaphyletum* y *Festu-*

cetum variae en los Alpes, el *Genisto-Arctostaphyletum* y las asociaciones de pastizales secos del *Festucetum eskiae* y del *Hieracio-Festucetum spadiceae* de los Pirineos, entre otras (véase BR.-BL., 1948).

En gran parte de los Alpes el curso natural del límite climático del bosque ya sólo se puede seguir en zonas de umbría con una conformación desfavorable del suelo (Fig. 130).

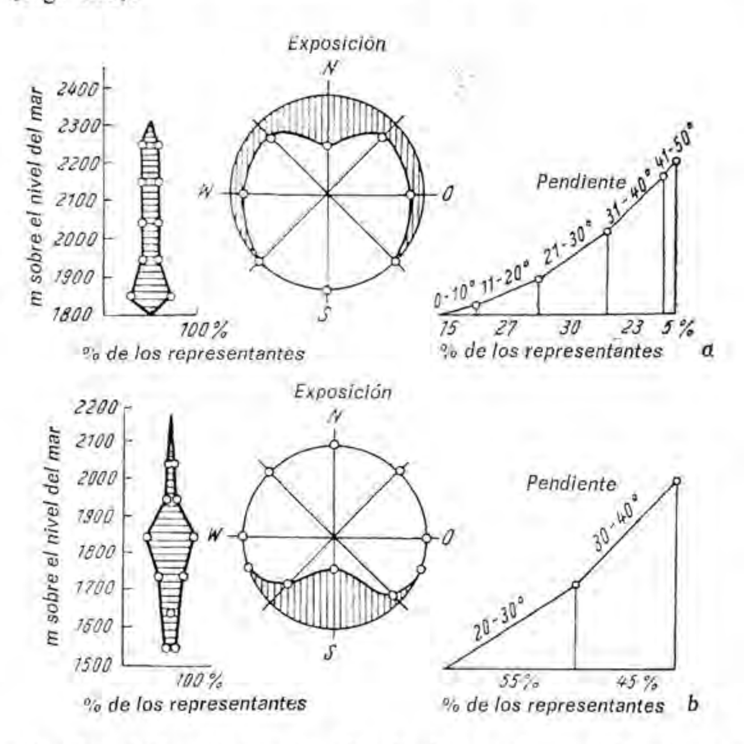


FIG. 129*a* y *b*. Exposición, distribución altitudinal y pendiente del suelo en el *Rhododendro-Vaccinietum* (*a*) y *Pino-Caricetum humilis* (*b*) de la región del Parque Nacional Suizo. (PALLMANN y BR.-BL.)

Exclusivamente o preponderantemente en zonas de umbría se desarrollan el bosque de cembro y rododendro (*Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*) y el *Luzuletum spadiceae* en los Alpes, el *Saxifragetum ajugaefoliae* en los Pirineos y el *Sedo-Arenarietum*, formado principalmente por especies ártico-alpinas, en Irlanda occidental (BEN BULBEN).

Las colonias de plantas amantes del calor y la sequedad de la flora mediterránea y sarmática en la Europa central y septentrional se encuentran casi siempre en las laderas sur, sureste o suroeste de los flancos de los valles, colinas u ondulaciones del terreno; mientras por el contrario, en Europa meridional, ya en Francia, la vegetación forestal centroeuropea está limitada a las laderas norte, de umbría. Ejemplos clásicos al respecto son la Montagne de la Sainte-Baume en Marsella (MOLINIER, 1939) y el Pic St. Loup en Montpellier.

El mapa en colores de la vegetación de la Sainte-Baume (Provenza) de R. MOLINIER (1939) pone estas diferencias claramente de manifiesto. En las laderas

sur se encuentran poblaciones de *Quercus ilex* y sus estadios de degradación hasta cerca de la cresta; en la ladera norte, con mayor pendiente, existe un hayedo relictual, rodeado de poblaciones de *Quercus pubescens*.

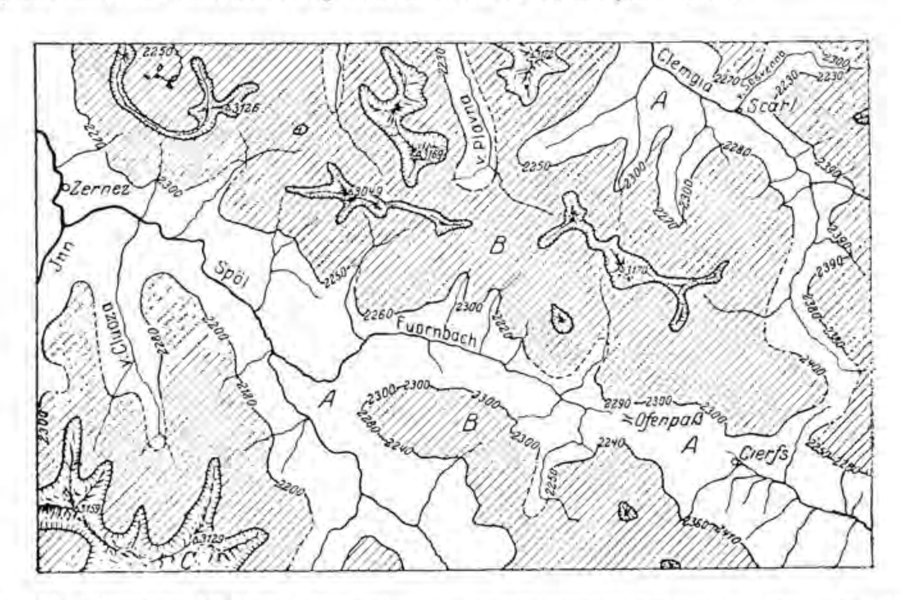


Fig. 130. Situación del límite del bosque en distintas exposiciones en los Dolomitas de la Baja Engadina. *A*, dominio climácico de los bosques de cembro y alerce; *B*, dominio climácico del *Caricion curvulae; C*, dominio climácico de los líquenes crustáceos.

Tüxen y Diemont (1937) dan un esquema muy representativo de la distribución de las subasociaciones y facies del *Fagetum boreoatlanticum* en las distintas exposiciones (Fig. 131).

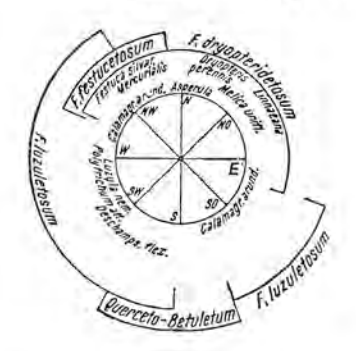


Fig 131. Distribución de las subasociaciones y facies del *Fagetum boreoatlanticum* según las distintas exposiciones en el Harz (de Tüxen y Diemont).

Tüxen (1954) ha investigado la ordenación condicionada por el relieve de las comunidades forestales naturales en el borde septentrional del Harz y Schlüter (1959) lo ha hecho en el bosque de Turingia. Ello indujo a Tüxen a establecer el concepto de enjambre climácico, que se refiere a la conformación de la vegetación clímax condicionada por la exposición.

En los grandes y profundos valles de los ríos con orientación Este-Oeste, el bosque tiene influencia montana o boreal y desciende mucho hacia abajo en la ladera norte, mientras que en la ladera sur las especies termófilas ascienden valle arriba. Esta circunstancia se puede observar muy claramente en el alto valle del Danubio, en el valle del Rhin y del Main (VOLK), pero sobre todo en el Dniester, en Ucrania, donde el pastizal seco de la asociación de *Poa versicolor* y *Scutellaria lupulina* y los matorrales de *Amygdalus nana, Ephedra,* etc., quedan limitados a la solana, mientras que en la umbría se encuentra el *Querco-Carpinetum podolicum* totalmente verde (Fig. 132).



FIG. 132. Distribución de los bosques en el valle del Dniester junto a Zalesczyki. En la orilla N.-NE., bosques del *Querco-Carpinetum;* orilla S.-SW., monte bajo xérico y pastizal estepario.

La influencia de la orientación de la ladera se ve aquí potenciada por grandes pendientes, sobreplomado, protección frente al viento y la irradiación. Ello explica la presencia como reliquia de *Ephedra distachya* centroasiática y mediterránea en la pendiente sur, rocosa, del valle del Dniester.

Estos hábitats son muy apropiados para el mantenimiento de reliquias de comunidades termófilas. Las laderas septentrionales abruptas y sombrías ofrecen por otro lado a las reliquias de comunidades de períodos climáticos fríos y desfavorables la posibilidad de permanecer bajo un clima general totalmente cambiado, rodeadas por una vegetación totalmente distinta.

Si una comunidad se extiende a lo largo de distintos pisos de vegetación puede suceder que al ascender vaya pasando progresivamente de la ladera norte a la ladera sur (*Empetro-Vaccinietum, Caricetum curvulae* y *Salicetum herbaceae,* entre otros). En el paso de un círculo de comunidades a otro se producen unas variaciones semejantes en la exposición. BOYKO (1947) ha ilustrado esto con el ejemplo de la variación de la exposición de algunas especies al pasar del círculo mediterráneo de comunidades al saharosindiano a través del irano-cáspico.

Según Boyko (1947), la radiación es decisiva para la existencia natural del *Quercetum aegilopsis* en Palestina. La figura 133 muestra que las localidades se encuentran en lugares poco inclinados con gran insolación, o en laderas sur, sureste o suroeste, cuando la pendiente es acentuada.

La relación de la intensidad de la radiación a lo largo del año con respecto a la orientación de la ladera y la pendiente viene representada en la figura 134, de Gessler (1925).

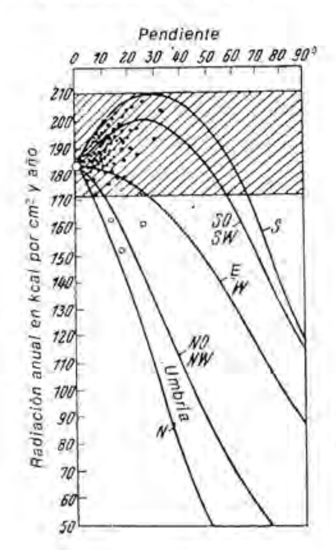


Fig. 133. Influencia de la radiación sobre la distribución del bosque de *Quercus aegilops* en el monte Carmelo en Palestina (según Boyko).

● *Quercetum aegilopsis.*
○ Arboles aislados como avanzadillas.

Según Troll (1941), las diferencias más acentuadas en la exposición a las radiaciones se encuentran en los países subtropicales. El mapa de la vegetación del Nanga-Parbat en el Himalaya occidental muestra claramente la localización, muy bien definida, de las comunidades mesófilas, del bosque húmedo de coníferas, de los bosques de abedules y los pastizales en la umbría, mientras que las laderas sur soportan una estepa xérica de artemisia. Las condiciones térmicas varían, naturalmente, en el mismo sentido que la radiación.

Inclinación. La pendiente de la superficie del suelo puede influir directa o indirectamente.

El efecto indirecto se basa en la modificación del suministro de agua del suelo y en la variación del ángulo de incidencia de la radiación solar, que modifica su intensidad. Si el cielo se mantuviera siempre claro, una superficie plana en Davos a 1500 m recibiría anualmente 141 992 calorías gramo, mientras que otra perpendicular al sol recibiría 255 061 calorías gramo (Dorno).

Cuanto mayor sea la pendiente, más se acelerará la erosión mecánica y la circulación del agua en la superficie y el interior del suelo; esto puede ser favorable en los climas húmedos, pero es desfavorable para la cubierta vegetal en climas áridos.

Mientras en los pastizales pisoteados y compactos fluye superficialmente más de la mitad del agua de las precipitaciones, los buenos suelos de bosque captan la totalidad de las lluvias, incluso si la pendiente cae entre el 75 y el 85% (Burger, 1948).

Según ROMELL (1922, pág. 254) los suelos muy inclinados, incluso en la Escandinavia húmeda, son normalmente ricos en oxígeno, a consecuencia de la buena circulación del agua. Por ello, pueden soportar bosques, incluso bajo condiciones de humedad desfavorables.

La pendiente de las laderas abruptas actúa directamente en la selección de las plantas colonizadoras y en los depósitos de los productos de alteración de la roca.

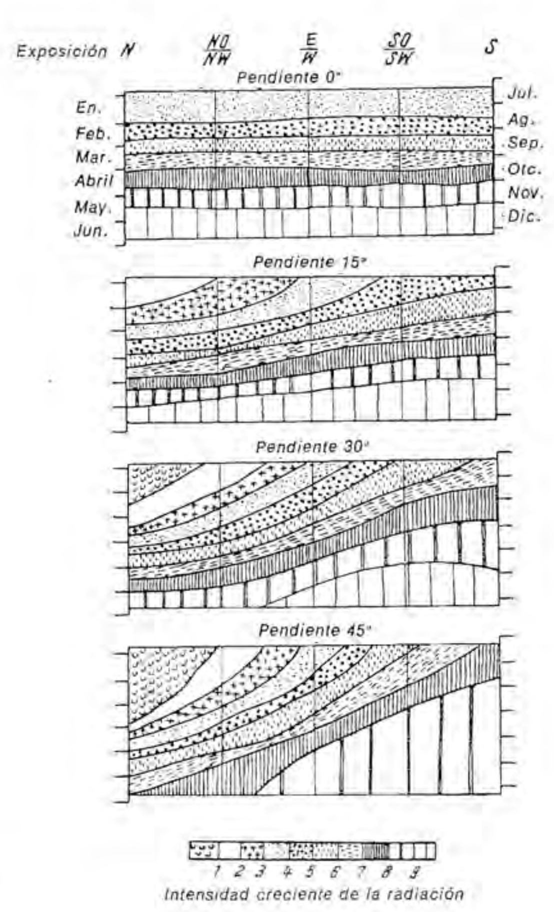


FIG. 134. Pendiente de la ladera e intensidad de la radiación (según GESSLER, 1925).

En un pedregal abierto sobre una ladera se ordenarán las piedras según su tamaño: arriba quedarán las menores y al pie las mayores. El ángulo de la pendiente del pedregal está determinado por el tipo de fractura y la textura de la pradera y no por sus tamaños. Cuanto más macizo, anguloso y grueso, más pendiente será el pedregal. Así, las laderas de granito alcanzan hasta pendientes de 43° y las de pizarras réticas tan sólo 30° (véase pág. 416).

Cuánto más pendiente sea la ladera, más fácil y más rápidamente fluirá, naturalmente, el agua, e igualmente le pasará al pedregal y al mismo suelo.

Si el subsuelo está helado o es impermeable, se produce fácilmente el deslizamiento del suelo o solifluxión. Se ve favorecida por la congelación y des-

hielo frecuentes de los horizontes superiores saturados por el agua de fusión de la nieve.

La vegetación de las laderas muy pendientes de los países subtropicales secos, pero ya en los Alpes meridionales y en los Pirineos, está expuesta al arrancamiento o al recubrimiento por precipitaciones intensas (véase también figura 250, págs. 262 y 419).

En la alta montaña fuerte inclinación significa poca duración de la nieve. La vegetación de las laderas empieza su actividad mucho antes que en los lugares llanos, y no sólo porque la nieve se funde antes, sino también porque la



FIG. 135. Anchos cauces de aludes y pedregales móviles en el Mount Cook, Nueva Zelanda. (Foto P. HAFFTER.)

nieve va a parar al valle en forma de aludes como consecuencia de la ley de la gravedad. Sin embargo, en las laderas con gran pendiente se mantienen extensas superficies sin bosque por la acción de aludes y arrastre de pedregales, con lo que resulta favorecido el descenso de comunidades vegetales alpinas hacia el interior de la zona forestal (Fig. 135).

La vegetación herbácea en las laderas muy pendientes adquiere con frecuencia la forma de gradería (Fig. 136).

El desarrollo de la clímax del suelo y de la vegetación se ve influido en último término por las condiciones de la pendiente. La formación climática del suelo, y con ella la clímax de la vegetación en las montañas de la zona templada y sobre rocas calcáreas, sólo podrá alcanzarse cuando la pendiente sea inferior a 10 ó 15°. La acidificación de suelos básicos en las laderas muy pendientes se ve impedida por la llegada constante de piedras y aguas ricas en cal, lo mismo

que por una humificación difícil. Las clímax de la vegetación del piso alpino de los Alpes centrales (el *Caricion curvulae*) y de los Pirineos (el *Hieracio-Festucetum supinae*) están por ello limitadas, en montañas calcáreas, a los llanos y a las laderas poco pendientes (véanse págs. 616, 712).



FIG. 136. Pastizal en gradería de *Festuca spec.* Lavadera de Oro de la Cueva Colorada, Andes argentinos. (Foto CASTELLANOS.)

Hondonadas heladas. Las temidas hondonadas heladas y las corrientes de aire frío que se desarrollan en días cálidos del verano en los pedregales de la ladera están determinados por el relieve.

Como ejemplo, trataremos las hondonadas heladas del suroeste del Jura suizo, las llamadas «sèches». Son hondonadas aplanadas que, incluso en plena zona forestal, a 1000 ó 1400 m de altitud, se encuentran totalmente sin bosques y las habitan a lo sumo algunos abetos rojos enanos y deformes que no merecen ni el hacha ni la sierra. Las pequeñas ramas se han desarrollado en un gran número; se encuentran tan apretadas unas a otras que es prácticamente imposible introducir un palo en el interior del entramado de ramas. Estas «sèches» se encuentran frecuentemente bajo condiciones muy frías. Incluso en los meses de junio a agosto presentan una serie de días de helada con temperaturas mí-

nimas entre 1 y 6° bajo cero. PILLICHODY (1921) ha efectuado medidas de la temperatura en la hondonada de La Joux en Les Ponts (1100 m) a lo largo de tres años. La temperatura mínima media de la semana del 20 al 27 de febrero de 1901 fue de $-29°$ en la hondonada y sólo de $-14°$ en el monte alto situado tan sólo 120 m más al sur. En la segunda mitad de mayo se determinó una mínima media de $-5,1°$ y de $-2°$ entre el 19 y el 25 de junio. La media de las mínimas durante esta misma semana de junio fue de $+4,6°$ C en el bosque situado algo más arriba (véase también J. L. RICHARD, 1961, pág. 605). PFAFF describe hechos semejantes en el Tirol (1933). Se encuentran en todos aquellos lugares donde haya un descenso de aire frío y acumulación del mismo en hondonadas.



FIG. 137. Inversión de los pisos de vegetación en la ladera noreste del Turkul, Cárpatos orientales; *Pinus mugo* en el fondo del valle y abetos rojos en la ladera. (Foto FIRBAS, excursión S.I.G.M.A.)

Las medidas de W. SCHMIDT en una dolina junto a Lunz (1270 m) ponen de manifiesto lo extremas que pueden ser las condiciones térmicas en estas hondonadas frías. Las temperaturas extremas entre 1928 y 1932 fueron de $+31,6$ y $-51,0°$ C (oscilación anual, 81,6°). Durante el mismo período de tiempo la oscilación en Viena fue de 59,7°, y en la cumbre del Sonnblick (3106 m) de 45,5° C, no mucho más de la mitad. De este modo es fácil comprender que los estratos de vegetación estén invertidos en la dolina. La diferencia de temperatura durante el mes de enero entre el fondo del valle y el borde superior, 150 m más alto, fue de 27° C.

La inversión de las temperaturas se presenta también en las grandes cuencas con aire frío estancado. El valle del alto Engadina, cubierto de bosques y con temperaturas siberianas, representa un lago de aire frío. Si en la gran cuen-

ca del alto Engadina, entre Schlarigna y Bever, no tiene lugar actualmente el rejuvenecimiento del alerce, mientras que en las laderas cercanas se desarrolla bien, ha de ser debido a las heladas locales tardías.

En el invierno de 1905 se registraron en St. Moritz-Bad, a 1780 m, mínimas de $-36°$ y $-38°$. En el Bernina (2310 m), a una altitud 500 m superior, por encima del lindero del bosque, la mínima no bajó nunca por debajo de $-24°$ C. De aquí se deduce que el límite superior de los bosques de *Picea, Larix* o *Pinus cembra* en los Alpes no puede estar determinado en ningún caso por las mínimas invernales.

TURNAGE (1937) ha realizado medidas de estas inversiones de temperaturas con termógrafos en el Desert-Laboratory en la estepa desértica de la Sonora. El laboratorio se encuentra 100 m por encima del nivel del río. Las mínimas en la cuenca con aire frío se encuentran alrededor de los 9° F por debajo de las del Desert-Laboratory; de todos modos, no eran extrañas diferencias de 15° F y la diferencia de temperaturas llegó a ser en un caso de 23° F.

BECK VON MANNAGETTA (1901) da unos buenos ejemplos de cuencas de aire frío en dolinas cársticas. HORVAT (1961) ha prestado gran atención a esta circunstancia y la ha descrito climática, fitosociológica y ecológicamente.

Los Ponikve, en plena zona forestal del suroeste de Croacia, presentan restos de grupos inmigrantes pleistocénicos que provenían de los Alpes e iban hacia las altas montañas del sureste de Europa.

Los Ponikve descritos ya por KITAIBEL en la zona del pino negro rastrero en Velebit constituyen un caso único; el fondo está habitado por comunidades de ventisqueros del *Arabidion coeruleae* y del *Salicion retusae*, mientras que en su entorno predomina el bosque (HORVAT, 1953, 1961).

Corrientes de aire frío. FURRER ha estudiado la aparición y desaparición de las corrientes de aire frío al pie de las laderas de pedregal. Mensuró temperaturas de 4° en pleno verano a 460 m en el pie norte de la cordillera Rigi, mientras que las temperaturas en la ladera del pedregal fueron de 20°. Dicho autor cita 25 especies montanas y subalpinas, que aparecen allí de un modo mayoritario formando fragmentos de comunidades gracias al aire frío. Los campesinos han utilizado estos «rincones de viento» desde hace siglos para conservar alimentos y vino. CYSAT, cronista de Luzerna, señaló ya esta utilización claramente en 1661, pero fue el ginebrino DE SAUSSURE (1796) quien la interpretó correctamente (FURRER, 1961).

Suelos helados. En los países con nieves abundantes, como en los países nórdicos o en la alta montaña, se llegan a constituir formas superficiales muy particulares por la influencia del deshielo, la solifluxión y la congelación que se designan como suelos estructurados. Se trata de cadenas, anillos o redes de piedras, donde las piedras planas se colocan muchas veces sobre los cantos. Los llamados suelos poligonales han de deberse a la acción de contracciones (véase Fig. 226); se presentan en suelos de grano fino y pobres en vegetación, en las regiones glaciales, pero también en las zonas áridas (suelos salinos). También se presentan suelos poligonales en los Alpes. GIACOMINI (1943) describe un suelo poligonal con *Polytrichetum sexangularis* en el pequeño San Bernardo (2650 m).

Las guirnaldas de piedras, los montones de tierra móvil y las corrientes de piedras son fenómenos de movimiento determinados por las heladas, que se ven incrementados por acción del transporte del agua de fusión y de lluvia. Se

forman así acúmulos de hasta un metro, que en las altas montañas del Parque Nacional Suizo, por ejemplo, influyen en la configuración del microrrelieve en algunos lugares, así como en la distribución de la vegetación.

Especialmente en trabajos publicados en Escandinavia se encuentran detalles acerca de dichas formas superficiales; TROLL (1948) hace una revisión exhaustiva de la solifluxión y de los suelos estructurados.

2. Luz

El calor radiante y la luz no se diferencian entre sí más que los sonidos agudos y graves, utilizando una comparación de KÖPPEN. La zona del espectro efectiva para la radiación térmica es sobre todo la del infrarrojo y la radiación que confiere luminosidad es principalmente la de la zona azul-violeta. En la práctica no puede realizarse una distinción precisa entre los distintos tipos de radiación según su acción biológica.

La luz solar llega en parte como «luz directa» a la Tierra y otra queda dispersada por la atmósfera y llega al suelo en forma de «luz difusa».

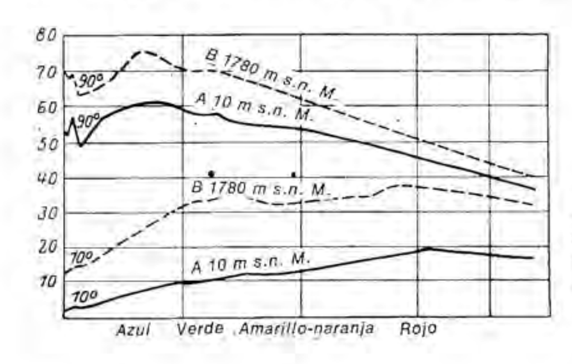


FIG. 138. Influencia del grosor de la atmósfera sobre la radiación solar a distintas alturas del sol (10° y 90°); *A*, a 10 m sobre el nivel del mar; *B*, a 1780 m sobre el nivel del mar (según PAULLING, 1919).

Las luces directa y difusa componen la luz total de la que disponen las plantas expuestas al sol.

Se producen pérdidas en la energía radiante debido a la absorción selectiva y a la dispersión por los gases o el vapor de agua, por absorción y reflexión por las nubes y las nieblas, así como por la absorción en reacciones químicas.

Según DORNO, llega al nivel del mar tan sólo la mitad de la energía solar total, y si se considera la nubosidad llegará una cantidad sustancialmente menor.

La radiación celeste difusa adquiere gran importancia en grandes partes de la Tierra, donde la nubosidad es abundante. Su magnitud es aproximadamente un décimo de la radiación solar que llega al suelo (MÖRIKOFER, 1948).

Acción ecofisiológica de la luz. La acción ecofisiológica de la luz recibe la atención que se merece en los tratados de Fisiología Vegetal. Una de las últimas revisiones acerca de los efectos fisiológicos de la luz pueden encontrarse en el «Handbuch der Pflanzenphysiologie» («Tratado de Fisiología Vegetal»), al que remitimos.

La energía radiante es la que influye en primer lugar sobre los procesos vitales de las plantas, actúa también sobre la distribución de las comunidades vegetales por sus efectos favorecedores o inhibidores.

El crecimiento y la conformación están determinados principalmente por las radiaciones violetas y ultravioletas de longitud de onda media.

La luz visible es decisiva para la asimilación del anhídrido carbónico y la que mejor se utiliza es la de longitud de onda larga, aunque en la zona ultravioleta de onda larga, y quizá en el infrarrojo se dé también una débil asimilación.

Influencia sobre el crecimiento. Desde las investigaciones de BONNIER, frecuentemente citadas, acerca de las modificaciones en la apariencia de plantas del llano trasplantadas a la alta montaña, se ha intentado atribuir al sol de altura una acción inhibidora del crecimiento debido a la radiación ultravioleta.

Las plantas de alta montaña tienen un crecimiento compacto, flores de colores vivos y son ricas en clorofila, por lo menos resulta así de la consideración de las plantas de los ventisqueros (HENRICI, 1918). Por el contrario, las hojas de plantas de prado sometidas intensamente a la acción del sol contienen menor cantidad de clorofila que las hojas de las mismas especies en localidades inferiores.

Los intentos de HENRICI (1918) para determinar la asimilación de anhídrido carbónico por las plantas alpinas dan unas curvas distintas para individuos de la misma especie en tierras bajas o en el piso alpino. Los individuos de la llanura empiezan a fijar anhídrido carbónico a intensidades pequeñas de luz; la curva de asimilación de los individuos alpinos sometidos a una acción directa e indirecta de la luz solar continúa aumentando, cuando en los de la llanura habrá alcanzado el curso horizontal, o incluso desciende. En estos trabajos se habría tratado posiblemente, igual que en los de BONNIER, acerca de la influencia del clima alpino sobre el porte de las plantas, de individuos de la mismo especie, pero de distinto ecótipo. La asimilación está influida de un modo decisivo por aquel factor que se halle en condición de mínimo.

Actualmente disponemos de investigaciones experimentales realizadas por BRODFÜHRER (1955) en el Observatorio Físico-Meteorológico de Davos, a 1600 m de altitud. Se refieren al crecimiento de las plantas cuando reciben dosis escalonadas de radiación solar ultravioleta. Las distintas dosis de radiación se encontraban entre 290 y 320 mμ.

De los resultados debemos destacar que las distintas especies o incluso razas vegetales reaccionan de distinto modo frente a la influencia de la radiación ultravioleta. Los individuos de igual composión génica reaccionan del mismo modo.

La reacción frente a la radiación ultravioleta muestra diferencias según las épocas del año.

Estímulo a la germinación. La acción estimulante fótica y química de la luz se pone ya de manifiesto en la germinación de las semillas. La iluminación actuará acelerando, retrasando o inhibiendo la germinación según la «predisposición» de la semilla. Las semillas de *Elatine alsinastrum*, por ejemplo, pueden estar varios años en la oscuridad sin germinar, pero a la luz lo harán en un 100% y al cabo de dieciocho días. Se oponen a estas plantas que necesitan luz para germinar otras que requieren oscuridad, como *Nigella sativa*, cuyas semillas a la luz no germinan, mientras a oscuras lo harán en un 100% después de pocos días (KINZEL, 1915).

Una iluminación muy breve de las semillas de *Lythrum salicaria*, que no germinan al estar en la oscuridad, desencadena su germinación. La velocidad de

germinación aumenta primero muy deprisa, cuando la iluminación es débil, y luego muy lentamente, de modo que la curva de la germinación con respecto a la luz, como la de la asimilación, sigue un curso logaritmoide. Por tanto, la ley de la relatividad puede aplicarse también aquí (Fig. 139).

Con una iluminación de 200 bujías métricas germinan ya el 43% de las semillas al cabo de cinco minutos, mientras que con una intensidad de 5 bujías métricas se alcanzaría el mismo resultado al cabo de unas tres horas.

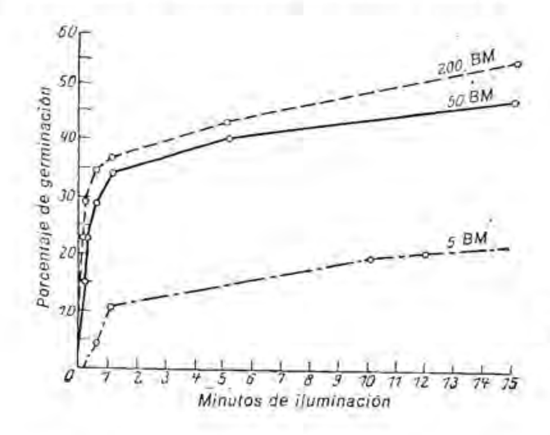


Fig. 139. Influencia de la intensidad de la iluminación sobre la germinación de las semillas de *Lythrum salicaria* (*BM*, bujía métrica) (según Lehmann y Lakshmana, 1924).

La germinación de las semillas y las esporas no depende tan sólo de la intensidad de la radiación, sino que depende también de la calidad de la misma. Existen determinadas longitudes de onda que tienen un efecto muy significativo en la estimulación de la germinación; los musgos *Dicranella heteromalla* y *Mnium punctatum* sólo germinan con luz blanca, *Tortella inclinata* y *Weisia viridula* lo hacen mejor con la roja (Listowski, 1928); la formación de pigmentos se comporta de un modo semejante (Simonis, 1938).

El calor puede sustituir a la luz dentro de ciertos límites.

Disposición de los vástagos respecto a la luz; conformación. La radiación térmica y la luminosa influyen sobre la orientación de las hojas y del vástago (plantas brújula). Investigaciones de laboratorio y observaciones de campo directas en zonas de sombra y cuevas indican que la falta de radiación luminosa tiene como consecuencia un alargamiento de los vástagos, aumento del tamaño de los limbos foliares y variación en la forma de las hojas y del tallo. Paralelamente a las modificaciones externas en el porte tienen lugar otras en la estructura de los tejidos. Las hojas de sombra y oscuridad muestran las células del mesofilo más laxamente dispuestas y más a menudo la ausencia total de células en empalizada. El número de estratos celulares es menor que en las hojas expuestas al sol y los espacios intercelulares son mayores.

Asimilación del anhídrido carbónico (fotosíntesis). El significado fundamental de la luz en la asimilación del anhídrido carbónico es bien conocido. Aquí se transforma la energía radiante en energía química activa, bajo cuya acción se descompondrá el anhídrido carbónico en el cloroplasto y se producirán uniones orgánicas. Para realizar su función, sin embargo, las radiaciones luminosas han de ser absorbidas por la planta.

Los conocimientos en el campo de la fotosíntesis están sometidos a un progreso continuo. El resumen de PIRSON y MOYSE (1962) permite darse cuenta de la complejidad del fenómeno.

Los trabajos de R. COMBES (1946) y colaboradores ponen de manifiesto la importancia de la luz en la síntesis de distintas sustancias químicas en la planta. También se debe a COMBES una exposición clara y completa de la acción fisiológica de la luz en general.

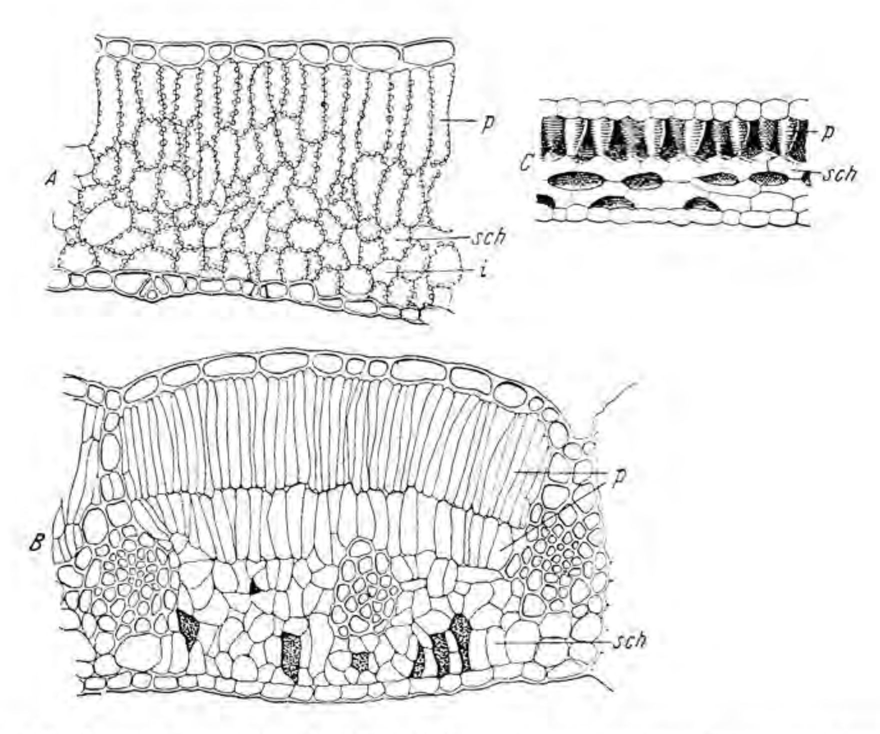


FIG. 140. Cortes transversales de hojas de haya (*Fagus silvatica*). *A*, de una situación a media sombra; *B*, de un lugar muy soleado; *C*, de otro de sombra intensa; *p*, parénquima en empalizada; *sch*, parénquima lagunar; *i*, espacios intercelulares (según STAHL, tomado de O. HERTWIG, *Allgemeine Biologie*).

Si la iluminación es intensa, aumenta el número de los estomas y las partes subterráneas del vegetal, en especial los órganos de reserva, se desarrollan intensamente; se forman más flores y más frutos, y se acelera también la maduración de los frutos. Una iluminación moderada favorece, por el contrario, la síntesis de materia viva y nuevas partes de los tejidos y ocasiona un crecimiento vegetativo intenso.

BÜRSTRÖM y PEARSALL (véase pág. 240) estudian la actividad asimiladora bajo la influencia de la luz.

Las reacciones que tienen lugar en la fotosíntesis son sólo en parte independientes de la temperatura y determinadas fotoquímicamente. Su velocidad varía juntamente con la intensidad de la luz. A medida que ésta aumenta, lo hacen

también cuantitativamente los productos de asimilación. Las reacciones no fotoquímicas, las llamadas oscuras, son independientes de la luz y sensibles frente al calor (PIRSON y MOYSE, 1962).

TABLA 14. Influencia de la iluminación durante 24 horas sobre la asimilación en hojas de trigo (cifras en mm/g de hojas frescas; CO_2 y asimilados expresado en hexosas) (según BURSTRÖM, tomado de PEARSALL, 1949)

Intensidad de la luz en Lux	Aumento en la planta de			
	CO_2 asimilado (a)	azúcar (b)	otros asimilados (a-b)	nitrógeno asimilado
0	−0,042	−0,038	−0,004	−0,001
2 900	0,004	−0,010	0,014	0,007
8 800	0,057	0,012	0,045	0,019
18 000	0,174	0,098	0,076	0,031
30 000	0,303		0,127	0,040

LUNDEGÅRDH trata profundamente el significado autoecológico de las curvas de asimilación. En todas las especies estas curvas crecen rápidamente en un principio; para un pequeño aumento progresivo de la intensidad de la luz se da un rápido aumento en la actividad asimiladora cuando dicha intensidad es baja. Más tarde la curva tiene una pendiente mucho menor; según la especie (o mejor, según el ecótipo) se llega más pronto o más tarde al momento en que se alcanza la iluminación óptima; un posterior aumento en la intensidad de la luz no tiene ningún efecto. Las hojas de sombra típicas muestran rápidamente este punto de inflexión, mientras que las de sol presentan curvas que van perdiendo pendiente lentamente (Fig. 141).

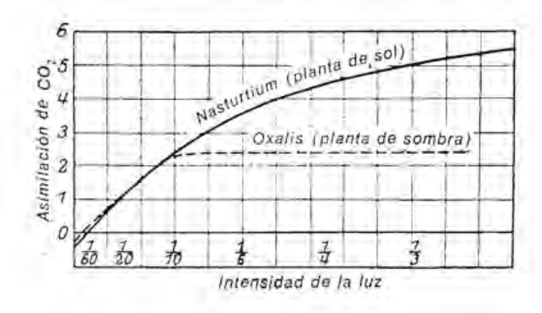


FIG. 141. Curvas ecológicas de asimilación de hojas de sol y de sombra (según LUNDEGÅRDH).

Oxalis muestra una curva de sombra que es horizontal a partir de 1/10 de la iluminación total, lo mismo que las de *Melandryum rubrum* y *Circaea alpina*. Las intensidades de luz que sobrepasen 1/10 no tienen ningún valor en la asimilación de las llamadas plantas de sombra, o bien éste es muy pequeño. *Nasturtium* representa la curva de asimilación de una hoja de sol, para la que no se alcanza jamás el óptimo, por lo que la curva no entra aún en el recorrido horizontal.

Luminosidad relativa. La necesidad de luz de las plantas y las comunidades vegetales es una magnitud difícil de medir y oscila generalmente dentro de unos límites muy amplios. Se ha intentado determinar en su lugar los máximos y mínimos de luz bajo los que normalmente se desarrollan las plantas y las comunidades vegetales.

Se entiende por luminosidad relativa la relación entre la intensidad luminosa en la residencia ecológica y la intensidad de la luz total al aire libre al mismo tiempo. La luminosidad relativa se expresa por un quebrado. Una luminosidad relativa de 1/3 significa que la intensidad de luz en la residencia ecológica es 1/3 de la luz total.

Las grandes oscilaciones, frecuentemente repentinas, a las que está sometida la intensidad luminosa tienen como consecuencia que las medidas absolutas en residencias ecológicas o comunidades vegetales determinadas den sólo valores útiles cuando se registran de un modo continuo (sumas lumínicas medias). Para la determinación de la luminosidad relativa pueden, sin embargo, tomarse medidas aisladas y simultáneas realizadas por separado.

Para facilitar las posibilidades de comparación se recomienda realizar las medidas para curvas de luz fitosociológicas cuando el día sea totalmente claro y sin nubes. A efectos comparativos puede también utilizarse la integral lumínica aproximada obtenida por medidas durante largos espacios de tiempo.

Integral lumínica. Un kiloluxhora corresponde a la iluminación durante una hora de la intensidad luminosa de 1000 Hefnerlux (BIEBL); un lux equivale a una bujía métrica.

TABLA 15. Formación de integrales lumínicas

Tiempo	Intensidad media de la luz en Lux	Intensidad media de la luz por media hora en Lux	Intensidad media de la luz por hora en Lux
13.00	23 000		
13.30	30 000	26 500	
14.00	28 000	29 000	27 750
14.30	31 000	29 500	
15.00	19 000	25 000	26 250

Suma de luz incidente en 2 horas: 54 000 Lux-hora=54 kiloLux-hora

Las dificultades que se presentan para las medidas de la luz en poblaciones vegetales son grandes, tal como resaltan ROUSSEL (1953), BIEBL (1954) y PASTORI-BIRTI (1959).

La medición de la luz en forma físicamente correcta es tan complicada que el fitosociólogo casi ni la puede considerar.

Medida de la intensidad luminosa. WIESNER ha desarrollado un método de medida de la luz utilizable en el campo y que se introdujo en la Fisiología Vegetal a principios de siglo. Se basa en el ennegrecimiento de un papel de cloruro de plata sensible a la luz.

EDER-HECHT, entre otros, han desarrollado el método de WIESNER. El fotómetro de cuña de EDER-HECHT permite medir sumas luminosas durante pe-

ríodos determinados de tiempo, así como la intensidad luminosa en un momento dado. Este fotómetro ha encontrado utilización en muchos casos, pero actualmente tiene tan sólo un interés histórico, al igual que el método de WIESNER.

En las medidas fitosociológicas se utiliza en su lugar el aparato de medida fotoeléctrica.

Con fines ecológicos puede utilizarse también la medida espectral con filtros (SEYBOLD, entre otros).

El método fotoeléctrico para investigar la luminosidad en las plantas y comunidades vegetales se realiza mediante un aparato de fácil manejo y da unos resultados suficientemente exactos.

La base del principio de medida es la sensibilidad frente a la luz de la fotocélula de selenio. La corriente eléctrica generada al incidir la luz sobre la célula se indica por un galvanómetro. La unidad de medida es el lux. Cuando se conoce la distribución relativa de la energía en el espectro, puede calcularse el resultado de la medida en calorías gramo (cal $g/cm^2 \cdot min$).

La fotocélula de selenio tiene una sensibilidad espectral semejante a la del ojo humano (límites de las longitudes de onda entre unos 300 y 700 nm, sensibilidad máxima entre 500 y 600 nm). La medida abarca, por tanto, la zona rojo-amarilla de las radiaciones, que es muy importante para la actividad asimiladora de las plantas.

Se mide la radiación directa colocando la superficie de la fotocélula perpendicularmente al sol. Esta posición se reconoce porque el aparato indicará un valor máximo. La radiación directa alcanza en Montpellier (25 m s. m.) valores máximos superiores a 150 000 lux, mientras que LÜDI (1948), en la Schinige-Platte, a 2000 m, midió valores de 177 000, y una vez en mayo hasta de 192 000 lux.

La luz total (luz difusa + luz solar medida horizontalmente) se mide manteniendo la célula horizontalmente. Si se tapa la radiación solar directa se obtiene la luz difusa, que actúa en todas partes y en todo momento.

El fotómetro es también útil para medir la irradiación de rocas, suelo y agua.

En las medidas de luz hay que indicar siempre la cobertura del sol y la nubosidad al estilo de los meteorólogos.

Para la cobertura del sol se utilizan las siguientes abreviaturas:

S^0 = No puede determinarse la situación del sol.
S^1 = Puede reconocerse al sol detrás de las nubes como área más clara.
S^2 = Puede verse el disco solar, que produce sombras.
S^3 = El sol está algo encubierto.
S^4 = Sol totalmente libre.

La nubosidad se estima según una escala decimal, donde el 0 indica la ausencia total de nubes y el 10 el cielo totalmente cubierto. Debe indicarse también la densidad de las nubes: nubes delgadas, densas, muy densas.

La medida fisiológica de la luz está sometida a un constante progreso, al igual que los demás métodos de medida. Esto se puso claramente de manifiesto en la discusión de los métodos en el Simposio de Ecofisiología en Montpellier (1962).

DRUMMOND considera los métodos de medida más recientes tal como se *utilizan en el Eppley-Laboratory, U.S.A.* GAST *trata de la radiación solar, de sombra y terrestre, así como de su medida a través de nuevos radiómetros de*

sol y de sombra. Las medidas realizadas por SLATYER en la Australia árida acerca de la temperatura máxima de la superficie del suelo en comparación con la radiación solar se realizaron en una comunidad de *Acacia aneura*.

BERGER-LANDEFELDT se ocupa de las radiaciones procedentes de las poblaciones vegetales. Si restamos la suma de las radiaciones que surgen de la población de la suma de las radiaciones incidentes, obtendremos el balance de las radiaciones, esto es, la energía que está a disposición de las plantas en la unidad de tiempo y de superficie. Ya que las radiaciones procedentes de la vegetación y con ello el balance de las radiaciones, es diferente para cada comunidad, parece apropiado no dejar de considerar estas relaciones en las medidas de luz sociológicas.

Para el que no se ocupe de los aspectos fisiológicos, puede tratarse simplemente tan sólo de determinar aproximadamente las condiciones de luz de las comunidades vegetales y de distinguirlas así, unas de otras, con ayuda de un aparato fácilmente transportable y asequible.

Los resultados más útiles son los que se traducen en curvas diarias obtenidas bajo condiciones externas constantes en distintas comunidades cercanas.

Climas lumínicos. Es un hecho conocido que las plantas de sombra de países meridionales o de la llanura pueden desarrollarse a plena luz cuando se encuentran más al norte o en las montañas. Sus exigencias en cuanto a luz varían con la latitud geográfica y con la altitud. Medidas de luz realizadas por WIESNER en *Betula pendula, B. nana, Acer platanoides* y otras especies en Europa central y septentrional y en el Artico dieron como resultado que el mínimo de exigencia lumínica crece rápidamente de Sur a Norte. Por ejemplo, para *Acer platanoides* fue en Viena 1/55, en Hamar (Noruega) 1/37, en Drontheim 1/28 y en Tromsö 1/5. De aquí dedujo WIESNER que las necesidades de luz de una planta son tanto mayores cuanto más se acerque a su límite polar. En este caso no debe olvidarse que con el método de WIESNER se mide también una parte de la radiación calórica junto a la luminosidad.

El clima de los países hiperbóreos se caracteriza por una gran uniformidad en la intensidad de la luz y por un largo período de radiación, ya que el sol no se pone en algunas épocas.

Sin embargo, la intensidad de la radiación directa es relativamente pequeña debido a que el sol está siempre bajo sobre el horizonte. La importancia de la luz difusa aumenta, por el contrario, de Sur a Norte y la radiación ultravioleta, que perjudica a las plantas, es significativamente superior, por ejemplo, que en la Europa media.

Donde la relación entre la luz solar directa y la difusa es más elevada es en la zona ecuatorial, por lo que el factor luz actúa allí en alto grado como configurador de primer grado de la vegetación. En las zonas desérticas y esteparias subtropicales la luz total no es tan intensa como quizá pudiera suponerse, lo que podría estar relacionado con el contenido relativamente elevado de polvo en el aire, que se lava rara vez por acción de las lluvias; las sumas de luz alcanzan, sin embargo, valores considerables debido a la escasa nubosidad. La nubosidad media a 60° latitud Norte supone un 61%; a 30° lat. N., 42%; en el ecuador, 58%; a 30° lat. S., 46%, y a 60° lat. S., 75%. La ausencia de la nubosidad en las zonas áridas se pone claramente de manifiesto en la figura 142.

Las intensidades de luz extremas de los países áridos sin nieblas no son de todos modos excesivamente altas. Por ello, no se observan daños producidos

por la luminosidad excesiva o duradera sobre las plantas esteparias o desérticas. La vegetación de sombra juega además en tales países un papel insignificante.

Cuando el cielo está despejado, la luz total aumenta en las montañas con la altitud, como consecuencia de la gran transparencia de la atmósfera, mientras que la luz difusa disminuye.

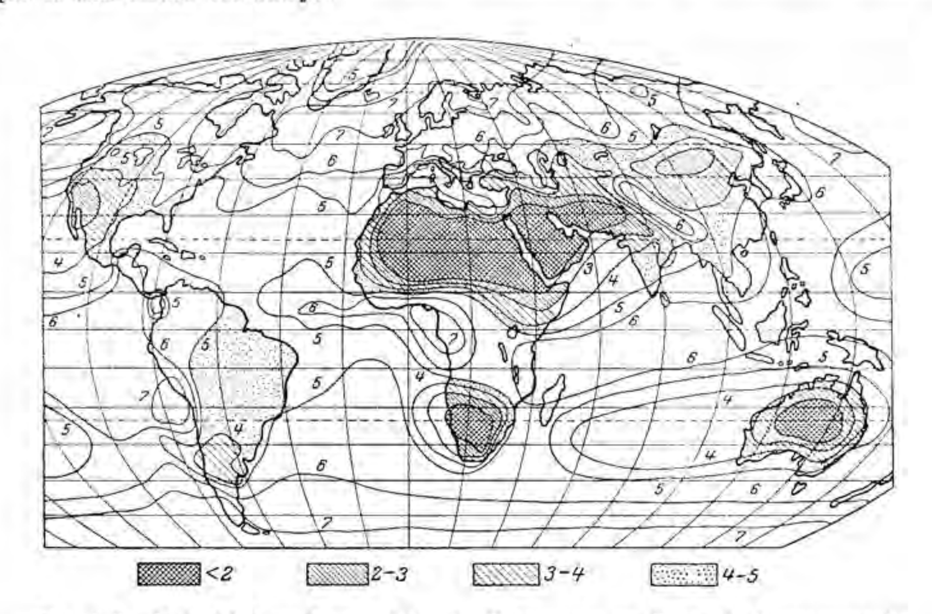


FIG. 142. Nubosidad media anual (según TESSEREINC DE BORT, de SZYMKIEWICZ).

Importancia fitosociológica del factor luz; climas lumínicos en la residencia ecológica. Ya que los procesos vitales de las distintas especies vegetales se desarrollan dentro de determinados límites de luz, las comunidades vegetales tendrán también su luminosidad óptima, que dependerá de la localidad (latitud geográfica, altitud s.n.m., exposición, pendiente, cobertura), de la situación respecto a otras comunidades o estratos vegetales (efecto de sombra por estratos superiores de vegetación), de la duración de la vegetación y del tiempo de vegetación con ausencia de nieve.

Lo mismo que pueden diferenciarse los heliófitos (plantas de sol) de los esciófitos (plantas de sombra) correspondientes a modos de ser extremos, también podrá distinguirse entre comunidades vegetales amantes de la luz o de la sombra. Son heliófilas todas las comunidades unistratificadas y el estrato superior de las multistratificadas de las zonas con nubosidad escasa o media, cuya luminosidad oscila alrededor de 1/1. La vegetación acuática sumergida esciófila, como algunas comunidades de las laderas con exposición norte, de las simas y cuevas, las comunidades de los lugares en que la nieve funde tardíamente en los países hiperbóreos y alpinos, así como ciertas comunidades de epífitos y de un modo muy general los estratos inferiores de comunidades vegetales multistratificadas, cuyas necesidades de luz disminuyen de arriba abajo.

Se han observado plantas en el bosque medioeuropeo que florecen incluso a intensidades relativas de luz de 1/90 y que fructifican a 1/160 (KÄSTNER);

en la pluviisilva tropical hay selaginelas que se desarrollan a 1/500 de la luz que se da en el lindero del bosque (BÜNNING, 1948), mientras que plántulas e individuos estériles en las cuevas soportan intensidades de luz aún muy inferiores.

Las curvas de crecimiento de *Picea abies* determinadas por ROUSSEL (1953) en el Jura demuestran la dependencia del crecimiento frente al factor luz (figura 143).

MAC LEAN (1919), CARTER (1934), EVANS (1939), BÜNNING (1948) y ASHTON (1958) han investigado con más detalle el factor luminoso en la pluviisilva de los trópicos, donde dicho factor juega un papel muy importante, sobre todo para la vegetación epífita y la regeneración.

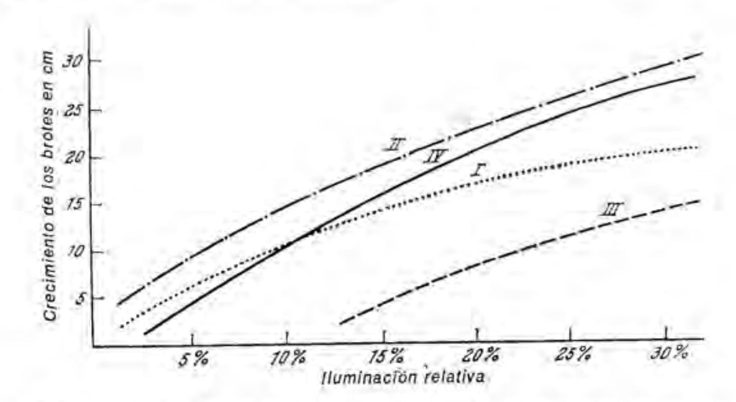


FIG. 143. Influencia de la luz sobre el crecimiento del abeto rojo en el *Abieti-Fagetum* del Jura occidental (según ROUSSEL, 1953).

I Altura total de las plantas de 4 años
II Altura total de las plantas de 7 años
III Longitud de los brotes de los árboles de 15 a 20 años en 1948
IV Longitud de los brotes de los árboles de 15 a 20 años en 1951

En la selva virgen cerrada la distribución de luz es muy irregular. La iluminación bajo la cubierta multistratificada del bosque lluvioso en el sur del Brasil no es en general superior a 1/140, pero se dan manchones de luz en que se alcanza 1/8. El estrato arbustivo es el que aporta más sombra y su armónico mosaico de hojas aprovecha la luz mejor que el estrato arbóreo compuesto predominantemente por mimosáceas.

Por lo general, la vegetación de los trópicos recibe una iluminación media o baja. La duración media diaria de la insolación en la Guayana Británica no supera las 6,3 h ni durante el mes más soleado (RICHARDS, 1952).

BRAY (1958) ha estudiado la distribución de las especies según su comportamiento frente a la intensidad luminosa en la pradera de Wisconsin. Habla de un paralelismo muy claro entre la amplitud ecológica de las especies respecto a la luz y su amplitud desde el punto de vista de la humedad del suelo.

Las cuidadosas medidas de TURNER (1958) acerca del albedo (radiaciones solar y celeste reflejadas) en el lindero superior del bosque en los Alpes orientales se realizaron bajo condiciones técnicas bien fundamentadas. En condiciones de cielo sin nubes resultaron unas curvas diarias del albedo muy distintas

en las diferentes asociaciones. Según la reflexión, pueden agruparse las curvas del siguiente modo: *Empetro-Vaccinietum* (valor mínimo de reflexión), *Juniperetum nanae, Caricetum curvulae, Nardetum* y población de *Alectoria*. Las oscilaciones significativas dentro de comunidades particulares, como, por ejemplo, en el *Loiseleurio-Cetrarietum*, se deben a acúmulos de distintas especies.

Efecto de la luz reflejada. Las superficies de agua y nieve incrementan el efecto luminoso que actúa sobre la vegetación debido a la reflexión.

Se han dado valores del albedo[1] de 75 a 90% en el caso de nieve reciente. GÖTZ ha medido varias veces en Arosa incluso el 100%.

La irradiación reflejada del río en el valle del Main puede alcanzar valores significativos según VOLK (1932). En un día soleado de febrero obtuvo un valor de 16 400 lux en los viñedos de Würzburg y la luz difusa zenital era al mismo tiempo de 8800 lux. Esto favorece la difusión de las comunidades de plantas termófilas y de los viñedos gracias a esta luz adicional.

El hecho de que la cantidad de luz difusa que llega a la vegetación de las altas montañas sea superior a la luz directa, a pesar del aumento de la luz directa y de la disminución de la difusa, se debe a la abundante nubosidad.

Mínimo relativo de luz. El mínimo relativo de luz es la luminosidad que reciben las hojas más débilmente iluminadas, pero todavía en estado de asimilación. Se mantiene dentro de unos límites muy estrechos para una misma latitud geográfica, pero aumenta en dirección hacia los polos. En el alerce es de 1/5 y en el haya entre 1/60 y 1/80 de la luz total del espacio abierto. Según HESSELMAN (1917) las necesidades de luz de los árboles de suelos malos son superiores a las de los de suelos buenos.

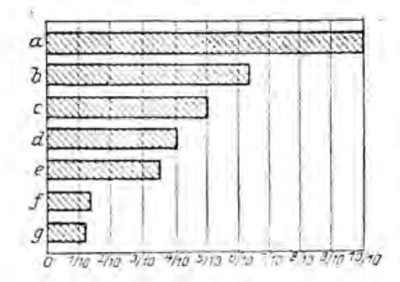


FIG. 144. Intensidad lumínica relativa en distintos tipos de bosque de Minnesota. *a*, bosque de *Pinus banksiana; b*, bosque de *Pinus resinosa; c*, bosque de *Pinus strobus; d*, población joven de *Pinus resinosa; e*, población joven de *Pinus banksiana; f*, bosque planifolio mixto de *Acer-Tilia-Quercus; g*, bosque de *Abies-Picea* (según LEE).

El *mínimo relativo de luz* es un factor decisivo en la lucha entre comunidades vegetales de diferentes necesidades luminosas. La bibliografía forestal y fitosociológica aporta numerosos ejemplos en este sentido. Por lo general, acaba por vencer el estrato arbóreo que soporta el mínimo relativo de luz más bajo. *Fagus silvatica* constituye el estrato arbóreo dominante en gran parte de la Europa media, en las montañas es *Picea abies* y en Europa meridional *Quercus ilex*. Todas ellas son especies con un mínimo de luz extremado. En la parte central de los Estados Unidos (Minnesota) triunfa como clímax climática en la competencia de las comunidades vegetales el bosque de *Abies balsamea* y *Picea canadensis*, que es el que produce una sombra más intensa. LEE (1924) ha re-

---

[1] Valor de reflexión: albedo, nombre con que se entiende la relación entre radiación reflejada e incidente, generalmente expresada en porcentaje.

presentado gráficamente la intensidad relativa de la luz correspondiente al mínimo en distintos tipos forestales de Minnesota (Fig. 144). La ordenación de los tipos forestales según la intensidad de la luz corresponde a grandes rasgos a la serie sucesoria.

Las medidas realizadas por ALLEE (1926, citado por RICHARDS, 1952) en los estratos de vegetación superpuestos en la isla del Barro Colorado (Panamá) dieron los siguientes valores comparativos:

	Suelo del bosque	Arbolillos bajos	Estrato arbóreo inferior	Estrato arbóreo superior
Altura en metros	0	6-9	12-18	23-25 m
Iluminación relativa	1	5	6	25

Las medidas se realizaron con un iluminómetro de Macbeth. El promedio en terreno libre dio 11 000 bujías, mientras que en la zona de sombra más oscura fue de 325 bujías.

Las comunidades de musgos de la zona prealpina de Lunz mostraron un límite inferior de luz, pero al medirse el superior se vio que influía también siempre el factor de desecación (G. WIESNER, 1952).

Luz y vegetación de ventisqueros. La mayor parte de las radiaciones que inciden sobre la superficie de la nieve se reflejan de nuevo, tal como ya hemos indicado. Aproximadamente la mitad penetra hasta 10 cm de la superficie. El descenso de la radiación con la profundidad se pone de manifiesto en una tabla de GEIGER (l. c.).

Las comunidades vegetales de ventisqueros han de subsistir con cantidades de luz muy pequeñas. El *Salicetum herbaceae* y el *Arabidetum coeruleae* están compuestos principalmente por fanerógamas y permanecen durante nueve a diez meses cubiertos por la nieve; a la cubierta compacta de musgos del *Polytrichetum sexangularis* le basta con mes y medio o dos meses en que no haya nieve (véanse también págs. 266 a 268).

La pradera saturada de humedad vegeta también bajo la nieve, ya que a 1 m de profundidad en ella la temperatura se acerca a los 0° y se forman en ella nuevos vástagos verdes. Nosotros hemos encontrado a finales de febrero *Sieversia montana, Potentilla aurea, Gentiana kochiana, Homogyne alpina* y otras especies con hojas verdes nuevas bajo una cubierta de 120 cm de nieve. *Soldanella alpina* y *S. pusilla* pueden llegar a florecer a finales de invierno bajo la cubierta de nieve (BR.-BL., 1908; véanse también págs. 267 y 579). *Ranunculus aduncus* se comporta de un modo semejante en las Montañas Rocosas.

Debe aún investigarse si la acumulación de clorofila puede tener algo que ver, junto a la absorción de la luz, en este desarrollo, enverdecimiento y floración bajo la cubierta de nieve.

Vegetación de cuevas. Las cuevas son un campo de observación muy apropiado para estudiar la dependencia de las plantas frente a la luminosidad.

Debemos a MAHEU un notable estudio acerca de la flora hipogea de Francia. Tal como él afirma, al penetrar en las cuevas las fanerógamas son las primeras en desaparecer; a continuación desaparecen las criptógamas vasculares, después los musgos y las hepáticas; en la oscuridad completa se encuentran sólo ta-

lófitos: hongos, líquenes (*Lepraria*), algas y bacterios (véanse también DUVIGNEAUD, 1938/39, TOMASELLI, 1948).

Los musgos llegan hasta valores de 1/2000 (*Leskeella*) y las algas (especies de *Gloeocapsa, Protoccus*) hasta unos 1/2500. MORTON (1927) ha encontrado *Adiantum capillus-veneris* en las cuevas de Quarnero a una intensidad luminosa relativa de 1/700. Parece que las altas temperaturas pueden substituir en parte la deficiencia de luz (BIEBL, 1954).

Schistostega osmundacea, un musgo luminiscente, es conocido como habitante de las cuevas; tiene un comportamiento muy particular con respecto a la luz, ya que su protonema capta la escasa luz que proviene de la entrada de la

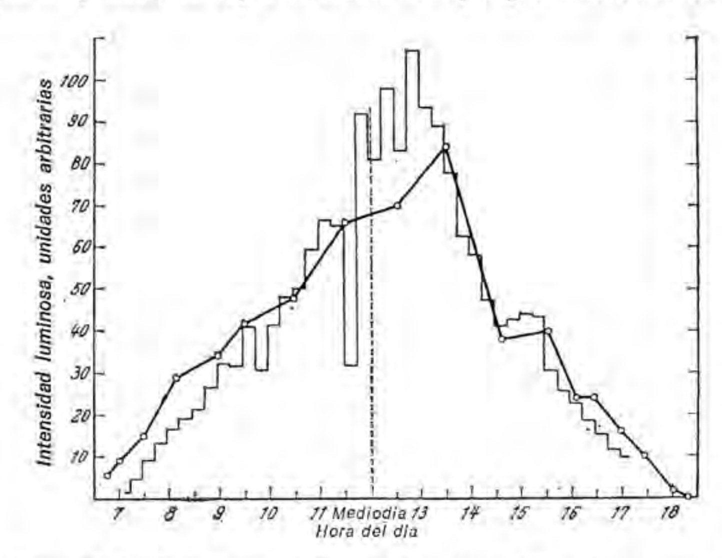


FIG. 145. Curso diario de la intensidad de la luz cerca del suelo en una selva lluviosa tropical junto al Amazonas el 7 de agosto de 1954, sin considerar las manchas de sol (ASHTON; curva más gruesa), y en una selva lluviosa de Nigeria meridional el 4 de marzo de 1936 (EVANSK curva más fina y escalonada).

cueva y la devuelve como una luz verde (GIACOMINI, 1958). VON HÜBSCHMANN ha estudiado la comunidad de musgos llamada *Schistostegetum osmundaceae* y se ocupó también de la difícil cuestión de su situación en la sistemática de comunidades.

Curvas de luz. La curva de luz anual es bastante regular bajo la cubierta de un follaje siempre verde. ASHTON (1958) ha obtenido curvas diarias en verano en el bosque esclerofilo secundario de los alrededores de Santarem, en el Amazonas, a base de medidas tomadas cerca del suelo y las compara a otras curvas semejantes de EVANS (1939) correspondientes al sur de Nigeria. Las curvas discurren aproximadamente paralelas. El máximo de luz se alcanza alrededor de las dos horas y le sigue un descenso brusco (Fig. 145).

El ritmo anual de la vegetación está en estrecha relación con el desarrollo de la curva de luz en los hayedos y otros bosques caducifolios que dan abundante sombra. A un período primaveral con luz abundante, que favorece al estrato cercano al suelo (aspecto de *Corydalis* y *Scilla*), le sigue una época pobre

en luz que corresponde al desarrollo máximo del follaje. Si el arbolado es muy denso, el aspecto estival del estrato cercano al suelo es generalmente de esterilidad (Fig. 146).

WARNER, TCHOU, REICHLING y NIKLFELD han realizado estudios comparativos con el luxómetro acerca de las condiciones de luz en comunidades vegetales mediterráneas de Montpellier.



FIG. 146. Bosque virgen muy sombrío y altamente productivo de hayas, abetos y abetos rojos sin plantas en flor en el sotobosque. Cárpatos orientales por encima de Zawojela. (Foto FIRBAS, excurs. S.I.G.M.A.)

WAGNER obtuvo las curvas de la luz interna representadas en la figura 147 en poblaciones de *Pinus pinea* y de *Laurus nobilis,* en días con el cielo totalmente despejado.

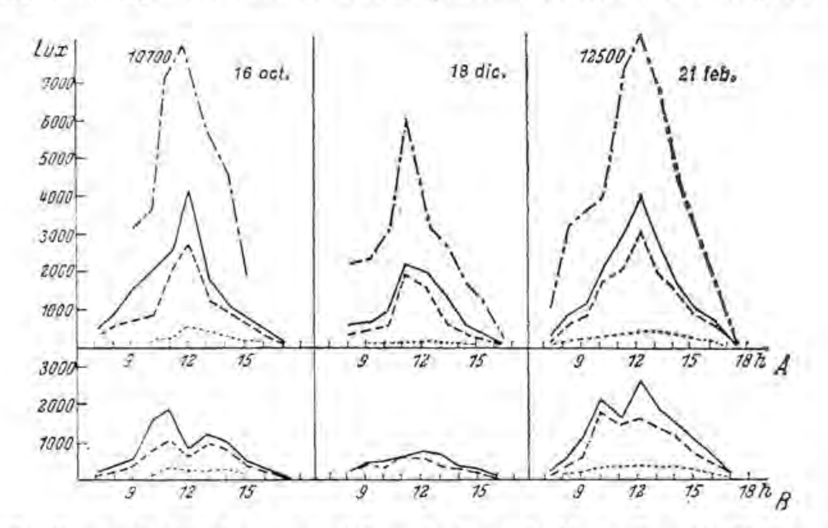
En la población vieja de *Pinus* se encuentra un estrato arbustivo de 3 m de altura de *Viburnum tinus* y otro de 1 m de *Ruscus aculeatus,* y en la población más espesa de *Laurus* de 10 m de altura se encuentra tan sólo el estrato de *Ruscus,* mientras que *Hedera helix* cubre el suelo.

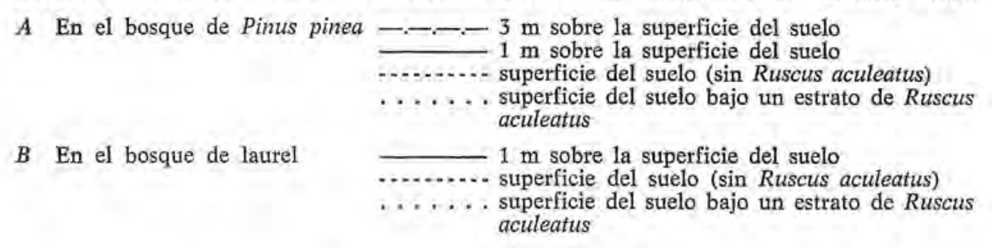
Las condiciones de iluminación, y con ello también el sotobosque (con la excepción del estrato de *Ruscus*), son muy diferentes en ambas comunidades.

Las copas de *Pinus pinea* retienen de 4 a 6 veces menos luz que las de *Laurus*. Sin embargo, bajo el estrato de *Ruscus* se da en ambas poblaciones una iluminación casi igual.

Pinus pinea permite el paso de 1/7 a 1/9 de la luz total a mediodía en el semestre de invierno, y *Laurus nobilis* tan sólo de 1/30 a 1/50.

En el interior de la población de *Laurus*, como en el encinar cerrado, no hay apenas manchas de sol y la curva de iluminación a lo largo del día es mucho más plana que en el caso de *Pinus*. Las oscilaciones temporarias son casi imperceptibles bajo el estrato de *Ruscus* (máxima de 200 a 500 lux). La ilumi-




FIG. 147. Curvas de luz diarias en otoño e invierno de Montpellier (de WAGNER, 1938).

A En el bosque de *Pinus pinea* —.—.—.— 3 m sobre la superficie del suelo
———— 1 m sobre la superficie del suelo
- - - - - - - - superficie del suelo (sin *Ruscus aculeatus*)
. . . . superficie del suelo bajo un estrato de *Ruscus aculeatus*

B En el bosque de laurel ———— 1 m sobre la superficie del suelo
- - - - - - - - superficie del suelo (sin *Ruscus aculeatus*)
. . . . superficie del suelo bajo un estrato de *Ruscus aculeatus*

nación es tan débil que sólo permite la germinación de *Ruscus, Hedera, Laurus* y *Viburnum tinus*. La pobreza en especies tan característica del estrato inferior del *Quercetum ilicis* queda explicada por esta falta de luz; en las comunidades multiestratificadas la luz se comporta a menudo como un factor decisivo en mínimo, que determina el desarrollo de la vegetación.

La figura 148 muestra algunos aspectos del desarrollo diario de la iluminación en algunas comunidades de pastizales y matorral.

Pinus halepensis se implanta muchas veces de un modo natural en la garriga degradada de *Rosmarinus* y *Lithospermum* (B). Bajo su protección y sombra, muchas veces intensificada por los arbustos de enebro (*Juniperus oxycedrus, J. communis, J. phoenicea*), germinan algunas especies del encinar que evitan la luz directa de la garriga. Se desarrolla un monte bajo de *Phillyrea, Pistacia,*

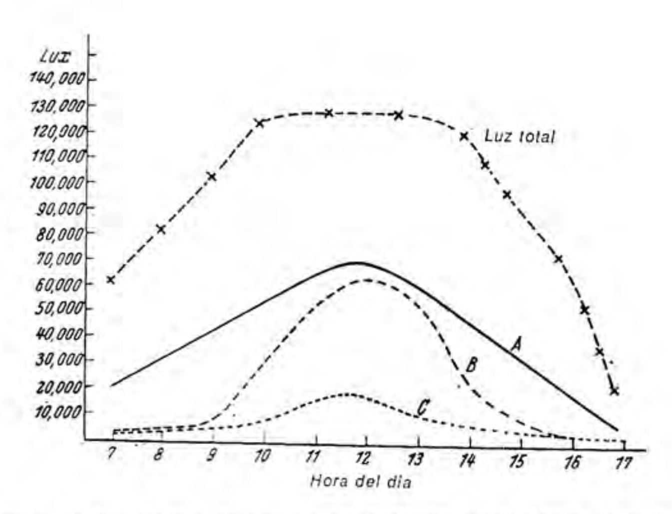


FIG. 148. Curvas de luz diarias en verano en distintas asociaciones de una serie de sucesión en Montpellier, el 11 de junio (según TOMASELLI, 1948).

A Asociación de *Aphyllantes-Leontodon villarsii* (pastizal)
B *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum* (matorral claro)
C *Quercetum cocciferae rosmarinetosum* (matorral denso)



FIG. 149. *Quercetum cocciferae*, comunidad que sustituye al *Quercetum ilicis galloprovinciale* a consecuencia del incendio cerca de Montpellier; elevado grado de cobertura, elevada sociabilidad y gran homogeneidad fisionómica. (Foto GUTZWILLER.)

Viburnum tinus y otros arbustos (C), o un *Quercetum cocciferae* cerrado (figura 149), donde germinará y se desarrollará la encina. La débil iluminación que ésta requiere impide, sin embargo, el desarrollo de los arbustos que necesitan una mayor iluminación, como los del *Rosmarino-Lithospermetum,* que van desapareciendo lentamente. *Lithospermum fruticosum,* entre otros, se mantiene hasta 1/12 de la luz total, *Genista scorpius* y *Globularia vulgaris* hasta 1/16, *Teucrium polium* y *Thymus vulgaris* hasta 1/25, etc. La regeneración del mismo *Pinus halepensis,* como la de las especies de enebro, se ve también impedida finalmente. Las medidas de L. REICHLING para plántulas de *Pinus halepensis* de un año dieron un requerimiento mínimo de luz de 1/30 y para las de *Juniperus*

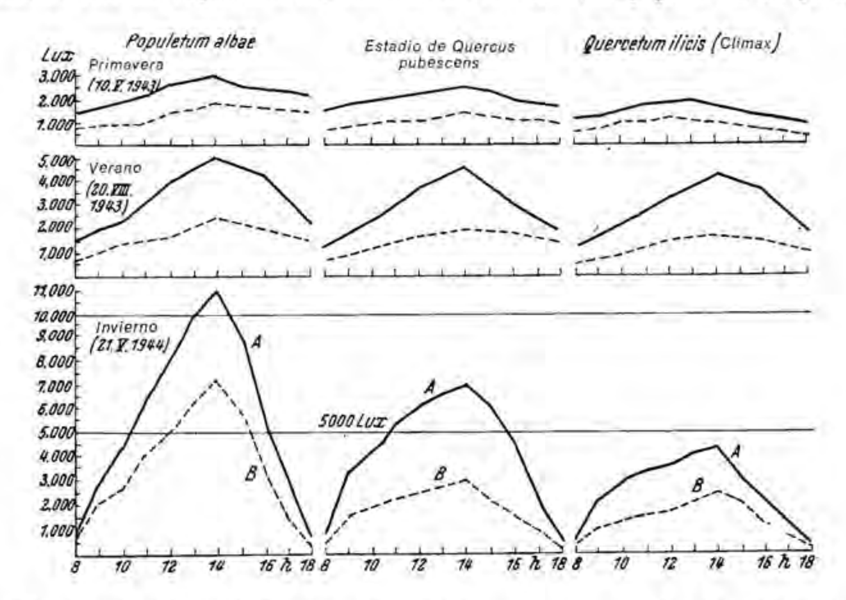


FIG. 150. Curvas diarias de luz en el interior de tres comunidades forestales de Montpellier, medidas en días sin nubes (según TCHOU, 1948).

A Estrato arbustivo a 1,50 m de altura
B Estrato inferior

communis 1/50. Las intensidades de luz de 1/100 a 1/300, bajo las que las especies del encinar aún se desarrollan bien, no son raras bajo los arbustos del sotobosque, incluso bajo *Juniperus communis.* Por tanto, *Juniperus* ve dificultada su regeneración por su propia sombra.

TCHOU (1949) ha realizado medidas de luz comparables en el interior de la alameda de ribera (*Populetum albae*), del bosque de *Quercus pubescens* (roble) y del de *Quercus ilex* (encina) cerca de Montpellier (Fig. 150).

La iluminación en el interior del bosque es mínima en primavera, y es en esta época cuando la curva diaria en las tres comunidades estudiadas es más semejante. En invierno se dan grandes diferencias. En la alameda sin hojas la iluminación aumenta rápidamente hasta 11 000 lux, mientras que en el bosque siempre verde de *Quercus ilex* es poco distinta de la estival. La floración y desarrollo de los vástagos del sotobosque son máximos en primavera, antes de que se desarrollen completamente las hojas.

Las medidas de la luz total se realizan normalmente manteniendo horizontalmente la fotocélula. PASTORI-BIRTI (1959) han propuesto completar las medidas a base de poner la fotocélula expuesta a los cuatro puntos cardinales y extraer el valor medio de todas las medidas.

Medida de la luz en el interior del bosque. Este tipo de medida se recomienda para comunidades multistratificadas en llanuras o laderas con escasa pendiente. Deben tomarse las medidas a intervalos de una hora.



FIG. 151. Hábitat del *Asplenietum glandulosi* en las grietas de rocas calcáreas compactas junto a Salses en el Rosellón. *Juniperus phoenicea* y *Buxus sempervirens* habitan las grietas anchas. (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

Ejemplo: Medidas en el estrato arbustivo de *Viburnum tinus, Rhamnus alaternus, Phillyrea media* de una comunidad que se está convirtiendo en un *Quercetum ilicis galloprovinciale* bajo *Pinus pinea* junto a Montpellier (día sin nubes; T. WRABER):

	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18^h
Fotocélula expuesta al Este	1400	4400	6300	7500	8000	8000	9000	6800	6000	3200	1000
Fotocélula expuesta al Sur	7100	45000	57000	48000	32000	10000	10000	8400	7300	4100	1300
Fotocélula expuesta al Oeste	2700	20000	41000	56000	72000	75000	75000	67000	57000	18000	1400
Fotocélula expuesta al Norte	1500	4300	6100	7200	7000	10000	20000	42000	44000	28000	1700
Media	3100	17000	34000	45000	55000	63000	62000	50000	32000	15000	2000
Luz total	3175	18425	27600	29675	29750	25750	28500	31050	28575	13325	1350

La media de las cuatro exposiciones experimenta un intenso incremento entre las diez y las tres frente a la luz total medida con la fotocélula mantenida en posición horizontal.

Este método de medida no puede utilizarse en las comunidades de rocas ni en las laderas muy pendientes. Aquí se mide la luz directa y comparativamente la luz total. Precisamente, las comunidades de rocas son las más sensibles a la iluminación.

Curvas de luz en las comunidades de rocas. Al comparar una comunidad de rocas heliófila y otra esciófila se ven enormes diferencias en la iluminación. La asociación heliófila fisurícola *Asplenietum glandulosi* propia de los cantiles



FIG. 152. *Asplenietum glandulosi,* Creux de la Miège, Montpellier. (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

calcáreos jurásicos de las cercanías de Montpellier aparece en la misma roca que el *Polypodietum serrati,* el cual se sitúa, pero en exposición norte, ocupando igualmente grietas de rocas, pero rehuyendo la luz.

H. NIKLFELD obtuvo una serie de curvas diarias de luz muy distintas en ambas asociaciones el 12 de febrero de 1962, en un día de calma de invierno casi sin nubes. Se midió:

a) Luz directa, registro máximo de la fotocélula.
b) Luz total, fotocélula horizontal.
c) Luz total, fotocélula paralela a la superficie de la roca.
d) Luz difusa.

Las medidas a 10 cm de la superficie dieron los siguientes resultados:

A. En el *Phagnalo-Asplenietum glandulosi*

	10h	11h	12h	13h	14h	15h	16h	17h	17.30h
a) Luz directa	77000	91000	91000	93000	94000	84000	76000	4200	2150
b) Luz total	35000	48000	57000	56000	54000	43000	28000	2600	1580
c) Luz total paralelamente a la roca	74000	86000	79000	65000	54000	27000	10000	3300	1300
d) Luz difusa	11000	12000	12000	16000	12000	8500	6200	2600	1580

B. En el *Polypodietum serrati*

	10h	11h	12h	13h	14h	15h	16h	17h	17.30h
a) Luz directa	2200	3350	4400	3100	3900	4300	3450	2000	1250
b) Luz total	2000	3100	4200	2900	3700	3800	2800	1400	1000
c) Luz total paralelamente a la roca	1700	2700	3300	2200	2300	3100	2700	1700	1150
d) Luz difusa	2000	3100	4200	2900	3700	3800	2800	1400	1000

La reflexión en el *Asplenietum* a 5 cm de la roca a las 11,10 h fue de 14 000 hasta 25 000 lux, según que la pared de la roca tenga tono más o menos claro.

La luz total a 2 cm de la pared perpendicular, en lugar de a 10 cm, fue de 45 000 y a 5 cm de 53 000 lux. Simultáneamente, en el llano la garriga del *Brachypodietum ramosi* dio un valor de 43 000 lux.

La suma de la luz para todo el día (12 de febrero), calculada según W. Biebl (l. c.), dio en el *Asplenietum glandulosi* alrededor de 700 kiloluxhora, mientras que en el *Polypodietum serrati* fue sólo de 28.

Sobre el *Asplenietum* de la pared rocosa incide 24 veces más luz que sobre el *Poypodietum serrati* de la pared de umbría. Las dos asociaciones de rocas son totalmente distintas estructural y florísticamente. En el *Asplenietum* no hay musgos, mientras que son abundantes en el *Polypodietum* (Niklfeld, 1962).

Zonas sumergidas de vegetación. La vegetación acuática de las riberas de lagos y costas marinas presenta una marcada zonación (véase tabla 16).

La vegetación de fanerógamas se acumula en los primeros metros. Hasta los 100 m llegan algunas algas verdes y muchas rojas. La ficoeritrina que acompaña la clorofila en las últimas les permite absorber y utilizar la energía de la radiación verde (Moyse, 1960).

Pearsall ha estudiado la zonación de las comunidades de vegetales superiores según la luz en el distrito inglés de los lagos (Fig. 153). La asociación de *Nitella flexilis* soporta la iluminación menor.

Tabla 16

Profundidad en el agua (m)	Invierno	Verano
0	100	
1	81,2 a 83,0	725 a 690
10	12,4 a 15,5	40 a 24,4
15	4,7 a 6,1	8,0 a 3,8
20	1,5 a 2,4	1,6 a 0,59
25	0,5 a 0,9	0,3 a 0,09

OBERDORFER (1928) nos brinda información sobre las condiciones de luz en las comunidades de algas en el lago de Constanza. La suma mensual de luz en verano alcanza en el lago de Constanza un valor aproximadamente 10 veces superior al de invierno. El descenso en la absorción de luz con la profundidad sigue el esquema indicado en la tabla 16 de página anterior.

Las determinaciones realizadas en invierno acerca de la absorción selectiva de las distintas longitudes de onda de la luz dieron para los colores estudiados, rojo: azul: violeta una relación de la permeabilidad media a 1 m de profundidad de 1: 1,073: 1,173 (69,3%: 74,4%: 81,2%).

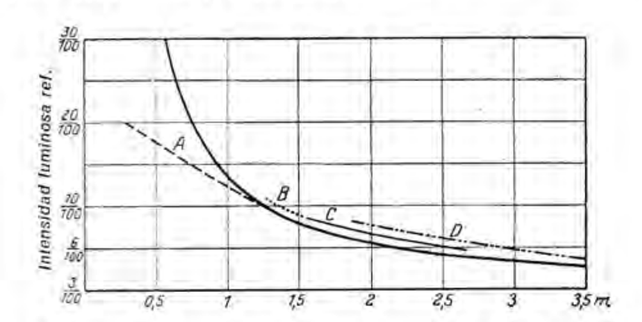


FIG. 153. Curva de la intensidad luminosa a distintas profundidades en el agua y distribución de asociaciones en el Esthwaite Water, Inglaterra. *A, Littorelletum; B,* asociación de *Myriophyllum alterniflorum; C, Isoetetum; D,* asociación de *Nitella flexilis* (según PEARSALL).

La calidad del fondo y la composición química del agua, junto a la luz, son determinantes de la composición de las comunidades de algas (véase página 173).

Periodicidad de la luz diaria. Algunas plantas están más influidas por la duración del día que por la sombra y coordinan sus manifestaciones vitales a la duración diaria de luz. Esta dependencia al tiempo de iluminación («fotoperiodismo») se ha estudiado mucho (véase DOWNS y BUTLER, *Photoperiodisme,* 1962) desde los trabajos de GARNER y ALLARD (1920).

La mayoría de las plantas de primavera, como *Viola, Hepatica* y *Anemone,* florecen en una estación en la que sólo hay diez horas diarias de luz. De todos modos, se puede provocar siempre la floración de estas plantas si se exponen diariamente diez horas a la iluminación. Algunas plantas de otoño, como *Chrysanthemum sp.* y el *Cosmos* cultivado, se comportan también de un modo semejante.

En contraposición a éstas, muchas plantas de verano florecen sólo bajo una iluminación diaria más prolongada. En relación a los requerimientos de luz se pueden distinguir tres grupos: plantas de día corto, de día largo y plantas que florecen siempre.

La floración de las plantas de día corto (microhémeras) puede impedirse interrumpiendo las noches largas, mientras que esta interrupción estimula la floración de las plantas de día largo (macrohémeras) (véase también *Vernalización,* pág. 275).

El fotoperíodo no influye tan sólo sobre la floración, sino que lo hace también sobre el crecimiento de las plantas.

GARNER y ALLARD (1931) consiguieron mantener especies de *Sedum* y *Cassia marylandica* durante ocho años sin florecer a base de someterlas a fotoperíodo corto. Las plantas control con iluminación normal florecieron cada año. Las plantas en que se había evitado la floración durante ocho años pudieron volver a florecer de un modo al parecer normal en cuanto pasaron al fotoperíodo largo.

Estas observaciones llevan a la conclusión de que la presencia y distribución de las plantas silvestres se ven influidas durante su período de crecimiento por el fotoperíodo, así como por las demás condiciones climáticas y edáficas. Los límites de distribución dependen de la producción de semillas y ésta, a su vez, de la duración del día en verano, que permite la floración y producción de semillas capaces de germinar.

El que una especie se pueda mantener en una región desfavorable para la floración depende de que la multiplicación vegetativa sea posible y de que las reservas nutritivas sean suficientes para permitir cada año el crecimiento.

LEIBUNDGUT y HELLER (1960) han demostrado que el comportamiento fotoperiódico es incluso bastante distinto en poblaciones diferentes de la misma especie vegetal, que sean de distinto origen.

Debe todavía investigarse hasta qué punto es esto cierto para distintos ecótipos de una misma especie y para saber si el comportamiento fotoperiódico puede considerarse como una característica sistemática. El estudio profundo de los mecanismos de la fotoperiodicidad acaba de empezar. Ha de aclararse todavía la influencia de la misma sobre las relaciones fitosociológicas.

3. Agua

El agua es el medio que permite la circulación de los nutrientes del suelo y los hace así asequibles a la vegetación. El agua es el factor del hábitat que más influye sobre la constitución externa e interna de los órganos vegetales, cuyo conjunto determina la fisionomía de la vegetación. La humedad determina, en una primera aproximación, la ordenación de la vegetación dentro de los límites zonales determinados por las condiciones térmicas; más en detalle, la conformación y ordenación local de las comunidades vegetales está sometida a ella. Incluso pequeñas modificaciones en el suministro de agua se manifiestan intensamente en la cubierta vegetal.

La humedad como factor climático del hábitat viene definida por la cantidad, duración y distribución temporaria de las precipitaciones líquidas y sólidas, y por la humedad atmosférica del aire.

La humedad del suelo debe tratarse en relación con los factores edáficos [1].

a) LAS PRECIPITACIONES ATMOSFÉRICAS

La economía hídrica de la vegetación exige el equilibrio entre la captación de agua y la evaporación, entre la absorción y la transpiración. Los requerimientos de agua se cubren principalmente por la lluvia y el rocío, que constituyen la precipitación de la humedad del aire en forma líquida. La escarcha y el granizo actúan ocasionalmente como perjudiciales para la vegetación. El papel de la nieve como importante factor configurador de la vegetación en las zonas

---

[1] H. WALTER en «Grundlagen der Pflanzenverbreitung, 1. Standortslehre», 1960 («Bases de la distribución vegetal, 1. Ciencia del hábitat»), trata del factor agua en general y de las condiciones de hidratura de las plantas de un modo muy documentado.

frías y templado-frescas de la Tierra se está considerando con acierto únicamente desde hace algunos decenios.

α) *Lluvia*

La distribución de las lluvias anuales, junto a las condiciones de temperatura, es más importante para el carácter general y la periodicidad de la vegetación que la cantidad absoluta de lluvia. Cuanto más duradera e intensa sea la sequedad del clima, más se extremarán las plantas por adaptar su desarrollo principal a las épocas de lluvias.

Contrastes de vegetación y precipitaciones. Los contrastes en el carácter de la vegetación se ponen claramente de manifiesto en Europa entre el clima con acusada periodicidad de los países mediterráneos y el clima con lluvia regular de la zona atlántica, con precipitaciones abundantes a lo largo de todo el año. En este último se presentan los bosques planifolios de hoja caduca, las praderas

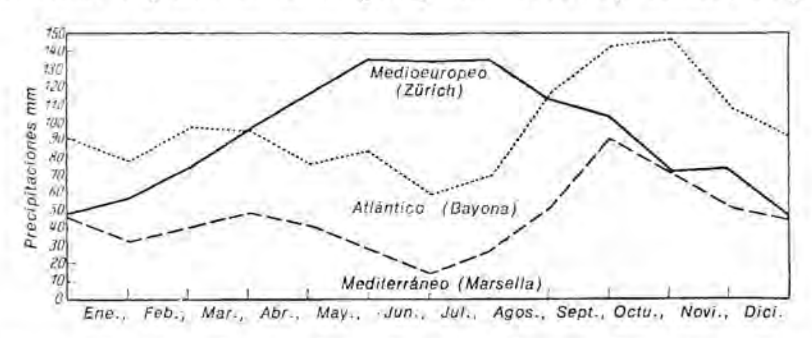


Fig. 154. Periodicidad de la pluviosidad en los climas mediterráneo, atlántico y medioeuropeo.

exuberantes siempre verdes, landas de ericáceas, matorrales de genísteas (*Ulex, Sarothamnus, Genista*), que asimilan continuamente gracias a la humedad constante; en el caso del clima mediterráneo, con sus épocas de vegetación de primavera y otoño, separadas por los períodos de reposos estival e invernal, predominan en cambio los colores apagados de la vegetación esclerofila y terofítica (Fig. 154). Las épocas de lluvia de otoño y primavera van reuniéndose en una sola de otoño e invierno cuanto más oriental y más meridional sea la situación (Italia meridional, Africa septentrional).

Cuanto más nos acerquemos a la gran planicie desértica afroasiática más se acentúa la sequía estival y las lluvias invernales serán más escasas. Más estrechamente unido estará también el inicio y posterior desarrollo de la vegetación, con el inicio y la duración de las lluvias invernales. La producción de materia está determinada por la cantidad de lluvia, e incluso H. Walter (1930, 1960) ha podido demostrar que en las zonas áridas del suroeste de Africa y de Australia la masa vegetal de la misma forma vital y a igual temperatura disminuye proporcionalmente con las precipitaciones.

En las zonas desérticas, en el límite de la vida, se mantienen algunos caméfitos halófilos y algunos terófitos efímeros a lo largo de años en estado de latencia, y sólo vuelven a la actividad súbitamente después de humedecerse por las lluvias.

Las altas cordilleras dispuestas perpendicularmente a los vientos portadores de la lluvia ofrecen los contrastes de vegetación más acentuados. La ladera lluviosa capta las precipitaciones de condensación; en la ladera opuesta hay un mínimo de precipitaciones. La Limagne detrás de los Monts-Dores de Auvernia, la llanura de la Renania superior al oeste de los Vosgos, la vertiente oriental de las montañas escandinavas, o incluso Irlanda e Inglaterra orientales, son oasis de aridez relativa, situados a resguardo de la lluvia. Entre dos máximos de precipitación muy marcados se sitúa el fuerte mínimo correspondiente a los profundos valles del interior de los Alpes, que se manifiesta en una vegetación xerofítica particular (Fig. 155).

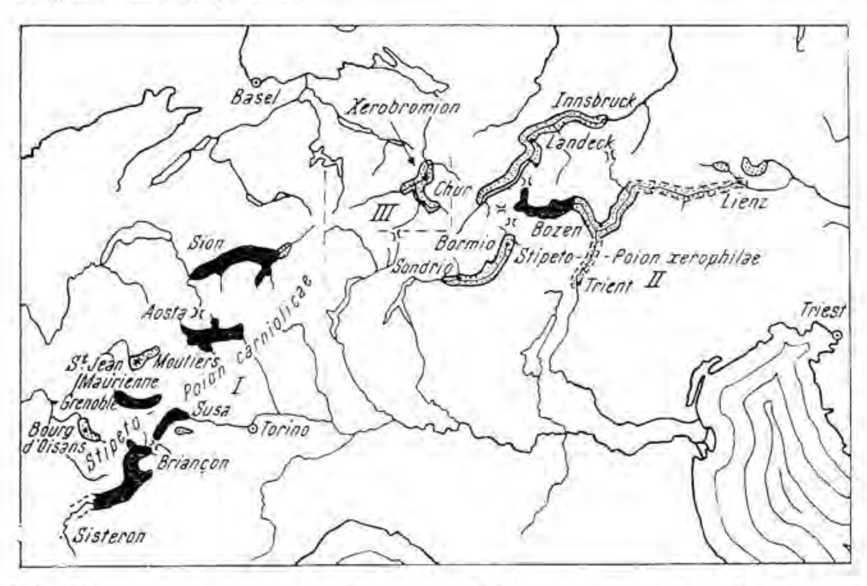


FIG. 155. Centros de aridez en el interior de los Alpes con límites elevados de vegetación (BR.-BL., 1961).

■ Islotes extremadamente secos. ⁝⁝⁝ Zonas menos acentuadamente secas.

Bajo la influencia del hombre se han formado en el centro del eje de los Alpes pastizales de aspecto estepario, el *Stipo-Poion carniolicae* en el oeste y el *Stipo-Poion xerophilae* al este del Valais. Cualquiera que haya cruzado los Alpes al ir de Turín a Grenoble, o de Berna a Ivrea, recordará el brusco cambio de paisaje que se presenta al entrar en la cuenca seca de la Maurienne o en el Valais. Del bosque planifolio rebosante de humedad con muchos epífitos de las regiones externas, correspondiente a los máximos de lluvias, se pasa a pobres plantaciones de pinos y un prado estepario, seco en su aspecto estival.

La transición súbita desde las zonas del cedro y de la encina, con lluvia y nieve abundante en la ladera occidental del Atlas medio, a la estepa desértica muy soleada y calurosa del alto Muluya es imponente. Se atraviesan dos mundos en el intervalo de pocas horas. Los contrastes en la pluviisilva son aún más acentuados en el Himalaya, ya que allí actúan las diferencias de altitud como modificadores y las diferencias son de escala extraordinariamente grande.

El mapa de vegetación del Nanga Parbat en el Himalaya realizado por C. TROLL (1939) permite formarnos una buena idea de estas relaciones.

Distribución de las lluvias y comunidades vegetales. Los puntos que reciben la misma cantidad de lluvia se unen mediante las líneas isohietas. En el estudio de la distribución de especies particulares significativas y de colonias vegetales se ha demostrado que los límites de las mismas dentro de pequeñas regiones de clima homogéneo coinciden sorprendentemente con determinadas isohietas.

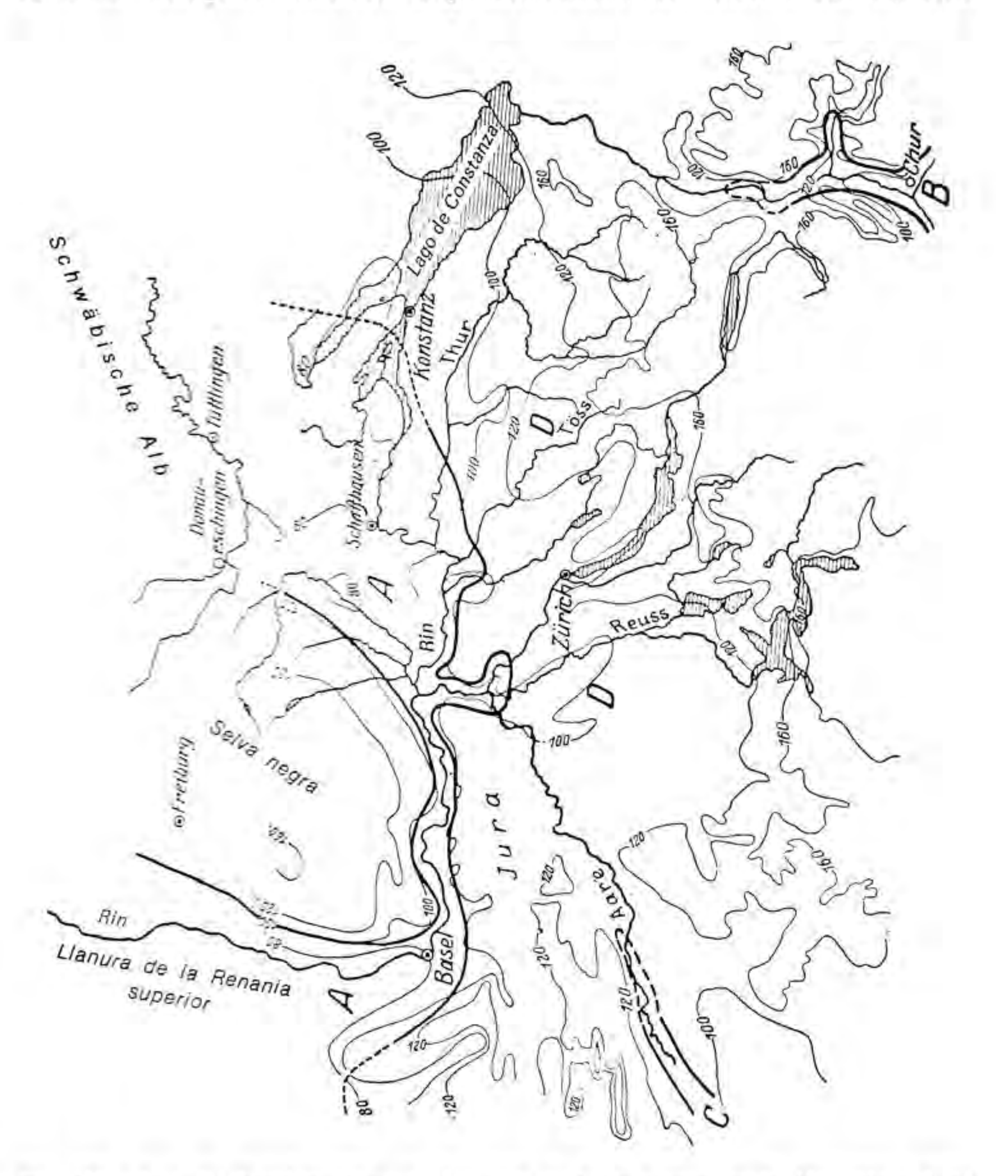


FIG. 156. Area del *Xerobrometum* en el noreste de Suiza y suroeste de Alemania y distribución de las lluvias. *A*, zona del *Xerobrometum rhenanum* y *suevicum; B, Xerobrometum raeticum; C, Xerobrometum subjurassicum* (*A, B, C*, mínimos relativos de lluvia); *D*, zona del *Mesobrometum* en la región prealpina lluviosa (curvas de trazo fino y cifras de precipitación anual).

Las colonias sarmáticas con *Carex supina, C. stenophylla, Adonis vernalis,* especies de *Pulsatilla, Astragalus austriacus, A. exscapus,* etc., tan destacadas en el cuadro de vegetación centroeuropeo, y los pastizales xéricos de los *Festucetalia vallesiacae* permanecen limitados exclusivamente a las regiones secas, que reciben menos de 700 mm de lluvia anualmente.

Algunas especies sarmáticas de los robledales y del *Xerobromion* tienen un valor indicativo semejante en el norte de Suiza o sur de Alemania. El *Xerobromion,* con sus especies características acompañantes, se limita a las regiones con lluvias anuales comprendidas entre 700 y 900 mm. La asociación puede sobrepasar excepcionalmente la isohieta de 900 mm sólo cuando encuentra hábitats edáficamente favorables, en solanas secas sobre calizas jurásicas permeables. Más allá de esta línea se presenta en las proximidades de la vertiente norte de los Alpes el *Mesobromion* mesófilo en lugar del *Xerobromion* (véase figura 156).

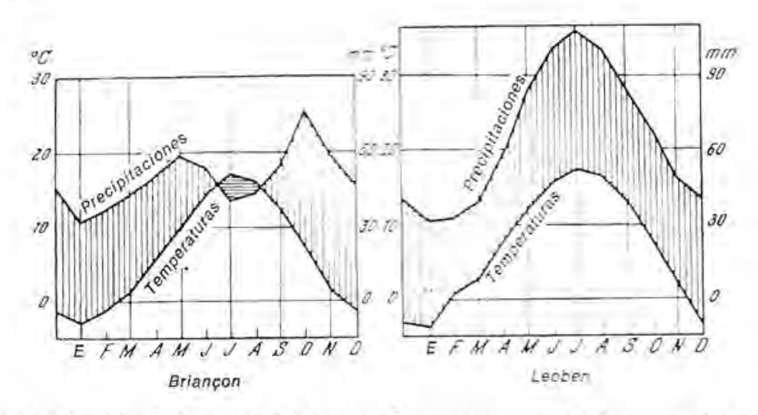


FIG. 157. Distribución de las precipitaciones y la temperatura en Briançon, valle de Durance, y en Leoben, valle del Mur (de BR.-BL., 1961).

El *Mesobromion* penetra, en cambio, en el noroeste de Alemania, húmedo, en Bélgica y Holanda meridional hasta regiones que sólo tienen de 600 a 700 mm de lluvia anual, en las que, empero, la precipitación es sobre todo estival. Al lado de la cantidad de precipitaciones, sobre todo la distribución mensual de las lluvias, es la que decide el carácter de la vegetación. La humedad que está a disposición de la vegetación durante la época principal de desarrollo es decisiva. En la Europa media dicha época corresponde al verano.

Carintia oriental y el valle vecino del Mur en Estiria sostienen un bosque planifolio frondoso, a pesar de que la lluvia anual es sólo de 700 a 800 mm, de los que caen, empero, de 1/6 a 1/8 en invierno y la mayor proporción en verano; la cuenca de Coira recibe de 800 a 900 mm de precipitación, pero en verano cae menos de la tercera parte: en ella se dan bosques de roble pubescente y pinares de pino albar con *Ononis rotundifolia* y *Astragalus monspessulanus,* así como *Xerobrometum* con plantas de climas cálidos y secos, especies de *Stipa, Fumana procumbens, Pulsatilla montana,* etc. La figura 157 pone de manifiesto la fuerte diferencia entre los regímenes de precipitación centroeuropeo y submediterráneo en el interior de los Alpes.

Duración de las lluvias. Los datos sobre el tipo y duración de las lluvias son más difíciles de reunir que los que se refieren a la cantidad de precipitaciones, aunque constituyen una base importante para el conocimiento de las condiciones de la vegetación. La misma cantidad absoluta de lluvias puede tener efectos ecológicos totalmente distintos, según llegue a la tierra en pocas horas en forma de chaparrones violentos o como una lluvia fina y durante largo tiempo.

Las montañas del límite septentrional de la cuenca del Mediterráneo reciben cantidades enormes de lluvia (Valleraugue [350 m], 1657 mm; Locarno [210 m], 1940 mm; Tolmezzo, 2420 mm; Crkvice, en la bahía de Cattaro, 4640 mm anuales). La mayoría caen en forma de chubascos, que en ocasiones pueden desbordar los pluviómetros, de modo que ha de darse aproximadamente la cantidad de la precipitación.

A. Hoffmann (1955) recuerda los intensos chubascos de cuatro horas de duración el 25 de octubre de 1954, que supusieron 500 mm registrados en el pluviómetro de la estación forestal de Salerno, lo que corresponde aproximadamente a la mitad de la precipitación anual total. Esto representa el valor máximo en un día para Europa. Un máximo algo inferior, 400 mm, se registró el 26 de septiembre de 1907 en Lassalle (Cevennes meridionales).

A pesar de estas precipitaciones muy abundantes, la vegetación de los Cevenes meridionales presenta muchos rasgos de carácter xérico; matorrales muy extensos de *Cistus* y maquias esclerofilas de *Quercus ilex* recubren las laderas de las montañas hasta 800 m de altitud. Sin embargo, la otra vertiente, occidental, de los Cevenes, con cantidad de precipitación mucho menor, presenta bosques planifolios mesófilos y prados verdes y exuberantes. Allí se manifiesta poco la sequía estival, ya que el número de los días de lluvia es doble del de los valles mediterráneos y predominan las lluvias finas de prolongada duración.

Acción de los aguaceros. Los aguaceros intensos pueden conducir a catástrofes que en las zonas muy desforestadas, como en Salerno en octubre de 1954 y en Cataluña en 1962, provocan pérdidas de miles de millones y cuestan cientos de vidas humanas.

Irlanda constituye el caso contrario con sus lluvias persistentes, a las que debe su nombre de «isla verde».

Los chaparrones intensos son desfavorables debido a sus efectos de erosión del suelo, arrastre de la tierra fina y embarramiento del suelo. La colonización de suelos erosionados hasta su substrato es muy difícil o imposible. Sobre los suelos erosionados pobres en humus germinan mal las semillas llegadas por acción del viento, y ya que las plántulas están sometidas no sólo al arrastre de tierras, sino también al calor intenso y a la desecación, son muy pocas las que alcanzan un desarrollo total.

En las tierras semiáridas de antigua cultura situadas alrededor del Mediterráneo son abundantes las laderas erosionadas pobres en vegetales y las laderas margosas aparecen desnudas con excesiva frecuencia en el paisaje (Fig. 158). Las características fisicoquímicas del substrato, muchas veces desnudo actualmente, ofrecen unas dificultades casi insuperables a la repoblación directa con plantas leñosas, incluso en climas forestales. Las margas gris azuladas aptienses, los «lomos de elefantes» de los Alpes suroccidentales y del norte de Africa, las margas del mioceno, del eoceno (Fig. 158) y del pérmico del sur de Francia y de Cataluña son conocidas y temidas. El estudio de estos fenóme-

nos de erosión y los esfuerzos por contener la acción devastadora de las lluvias conducen necesariamente a distinguir y agrupar las principales especies y comunidades vegetales importantes en el aspecto dinamo-genético, que o bien ofrecen resistencia a la erosión o bien facilitan el nuevo empradizamiento, si se interrumpe el pastoreo.



FIG. 158. Lomos de elefante. Laderas margosas y erosionadas por la lluvia en Gap con restos del bosque de *Pinus silvestris*. (Foto BERSET y BR.-BL.)

Bosque y precipitación. NOIRFALISE (1962) estudia la influencia del bosque en las precipitaciones. Se ha supuesto en múltiples ocasiones que la cobertura de bosques aumenta las precipitaciones (BOCHKOV, 1958, cita valores del 8 al 20%). NOIRFALISE considera posible sólo un pequeño incremento; por el contrario, considera no despreciable el aumento de la condensación por formación de nieblas.

El agua de lluvia que fluye por los troncos de los árboles es la fuente de humedad más importante para la vegetación epifítica.

Composición química del agua de lluvia. La composición química del agua de lluvia varía espacial y temporalmente. La influencia del mar se manifiesta en zonas muy adentradas de la tierra. GORHAM (1957) estudió las variaciones en la concentración de iones en Rosscahill (Irlanda) a lo largo de un año y encontró variaciones considerables. El *p*H osciló entre 5,9 en enero y 7,6 en agosto.

KLAUSING (1955) demostró la acción amortiguadora del agua de lluvia, que según él se debería al contenido en sustancias químicas (seguramente Al, Ca, SO_3, CO_2).

TAMM (1951) encontró en el agua de lluvia bajo poblaciones de árboles una cantidad considerablemente mayor de calcio, sodio y potasio que en terreno libre. MADGWICK y OVINGTON (1959) realizaron investigaciones comparativas que demuestran la influencia de la cubierta de árboles sobre la composición química del agua que llega a los estratos inferiores. Todos los nutrientes medidos en el agua de lluvia dieron valores significativamente superiores bajo la cubierta del bosque que en terreno libre.

	Sodio	Potasio	Calcio	Magnesio
Bajo la cubierta arbórea	33	24	24	10 kg/ha año
Terreno libre	19	3	11	4

El contenido del agua de lluvia en sustancias químicas muestra un ritmo anual mucho más acentuado bajo la cubierta arbórea que en terreno libre. Varía poco de una especie arbórea a otra, aunque las diferencias son claras entre poblaciones de coníferas y de árboles planifolios. El contenido de la lluvia en nutrientes durante la estación cálida es superior bajo los árboles planifolios que en los bosques de coníferas, mientras que después de la caída de la hoja sucede al revés. De todos modos, en invierno el bosque planifolio sigue recibiendo más nutrientes que el terreno libre. Esto se explica por el lavado de las ramas.

Retención de la lluvia por la vegetación. Las plantas retienen y almacenan más de la mitad de la lluvia si ésta es poco intensa. La pradera de *Andropogon furcatus* retiene 2/3 incluso en un chubasco intenso, y de una lluvia de una hora de duración retuvo un 47%. Las pérdidas anuales de agua por retención, evaporación y transpiración pueden ser tan elevadas en determinadas comunidades graminoides como en las comunidades forestales vecinas (CLARK, 1940).

NOIRFALISE (1959) ha demostrado que los bosques presentan grandes diferencias en la retención de la lluvia. La retención por el estrato arbóreo de un hayedo natural fue del 25% en mayo y junio (1949), y la de una repoblación densa de abeto rojo fue de un 38% de la precipitación al aire libre. Si la lluvia es débil (de 5 a 100 mm), se elevan estas cifras hasta 34,4 y 66,3%.

Medida de la lluvia. Las medidas de los observatorios meteorológicos tienen la gran ventaja de que indican la distribución anual de las lluvias, y el número de días, biológicamente tan importantes, con precipitación superior a 1 mm. Estas medidas sólo pueden realizarse excepcionalmente en las comunidades vegetales. Hay que basarse normalmente en medidas comparativas de poca duración en distintas comunidades, o bien en la colocación de colectores de lluvia (totalizadores) que indican la suma total de las lluvias a lo largo de un mes o un trimestre. En las montañas se les añade a estos colectores 6 kg de cloruro cálcico en disolución para evitar la congelación de las precipitaciones. Una pequeña capa de aceite impedirá la evaporación. De este modo, bastará con un vaciado y una medida anual. Estos totalizadores son al mismo tiempo colectores del polvo atmosférico. Su colocación en lugares altos de los Pirineos y los Alpes ha permitido reconocer el hecho importante de que la suma de las precipitaciones en las montañas aumenta constantemente hasta grandes altitudes.

Para medir las cantidades de lluvia efectivas que llegan a las comunidades vegetales y los distintos estratos de vegetación en un período limitado, deben colocarse pluviómetros, en los lugares más distintos posible, dentro de comunidades vegetales concretas. *En las comunidades pluriestratificadas, cuyos estratos*

superiores retienen una parte de las lluvias, deberán realizarse medidas a la altura del suelo y, si se considera indicado, también en los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo para determinar la capacidad de retención de lluvia de los distintos estratos.

β) *Rocío*

El rocío asegura el suministro de agua de las criptógamas, sobre todo en regiones con precipitaciones escasas.

PLANTEFOL (1927) ha investigado experimentalmente la captación de rocío por las almohadillas del musgo *Hylocomium triquetrum*. En agosto y septiembre, después de noches sin lluvia, observó un aumento del contenido en agua de la almohadilla hasta alcanzar 100% del peso seco, mientras que el contenido en agua del día anterior había sido sólo del 20 y 30%. El contenido en agua después de un rocío abundante alcanzó un 233% del peso seco en el piso subalpino de Lus-La-Croix-Haute y por la tarde del mismo día descendió a un 87%. Estos valores muestran la importancia del estrato muscinal como protector contra la evaporación del suelo.

El rocío puede ser también importante en la economía hídrica de plantas superiores. El buen desarrollo de una asociación del *Molinion* de carácter medioeuropeo en la llanura de Francia meridional se apoya en el abundante rocío que se da en pleno verano cálido y seco. ROI (1937, pág. 177) observó después de noches estivales claras que el rocío depositado en las hojas alcanzaba un peso de un 30-50% del correspondiente al follaje.

La humedad atmosférica hasta las diez de la mañana fue de un 100% en el *Molinietum mediterraneum*: 1 cm^3 de aire contenía por la mañana 7 g de vapor de agua, mientras que en el pastizal mediterráneo del *Brachypodietum ramosi* de la garriga contenía 2,4 g; la relación al mediodía fue de 5,3 y 1,5 g.

El rocío actúa en gran medida como protección frente a la evaporación, ya que limita la transpiración; además algunas plantas pueden captarlo directamente.

El rocío es tanto más abundante cuanto más húmeda sea la capa de aire inmediata al suelo y cuanto más se enfríe el receptor de la humedad. No debe olvidarse este factor en las medidas del rocío. El rocío depende igualmente del tipo de comunidad vegetal.

SZYMKIEWICZ (1936) resalta la importancia del rocío para la vegetación epifítica tropical. VOLKENS (1887) ve en el rocío el factor que hace posible la vida de la vegetación invernal efímera del desierto de Libia. La importancia del rocío frente a la lluvia reside sobre todo en su regularidad.

Tal como indicaba AULITZKY (1962), el rocío conduce frecuentemente a aumentos considerables de la temperatura en la zona cercana a la superficie del suelo, mientras que la lluvia se traduce en un descenso de la temperatura en el suelo. Este aumento repentino de la temperatura no puede deberse a la acción de la nubosidad, viento o radiaciones, por lo que AULITZKY considera que es provocado por el calor de condensación liberado al formarse el rocío.

Medida del rocío. LEICK (1933) ha introducido un aparato medidor del rocío apropiado para las medidas en comunidades vegetales diversas. Consta de una plancha de yeso y tierra de diatomeas de 10×10×1 cm de tamaño, incluida en un marco de madera. El rocío se deposita sobre la plancha y la humedad absorbida se determina con una balanza de precisión. Más tarde, en lugar de

la tierra de diatomeas se ha empleado porcelana porosa, que es más duradera y menos higroscópica.

BUJOREAN (1925) describe un medidor automático de rocío. El rocío cae sobre un disco de cristal de 200 cm² y se conduce a un contenedor en el que se podrá leer la altura que alcanza.

Las medidas del rocío dan resultados totalmente distintos en las diferentes comunidades vegetales, según cual sea la vegetación predominante; sin embargo, son difícilmente comparables. En la isla de Hiddensee, en la Alemania septentrional, medidas regulares de rocío han mostrado que éste puede alcanzar hasta un 15% de la precipitación total (BERNICK, 1938).

Niebla. Aún no está totalmente aclarado el papel que juega la niebla en el suministro de agua a las plantas. A pesar de que la niebla puede proporcionar hasta 40 y 50 mm en el desierto nebuloso de Namib en el suroeste de Africa, con más de doscientos días de niebla, la precipitación diaria con la niebla más densa no supera los 0.7 mm y sólo impregna uno o dos de los primeros centímetros del suelo durante la noche. Por el contrario, la acción de la niebla sobre la vegetación es muy importante en la disminución de las pérdidas de agua por transpiración. Los líquenes son las únicas plantas de niebla verdaderas del Namib.

La dependencia de la vegetación frente a la niebla se pone claramente de manifiesto en las montañas con una zona de nieblas bien definida.

En Europa meridional (Cevenes, Pirineos Orientales, etc.) corresponde al piso del hayedo, en el noroeste de Africa a los bosques de *Quercus canariensis* (=*mirbeckii*) y *Quercus maroccana* y en las islas macaronésicas y en las Azores al bosque de laureles. La zona de nieblas se caracteriza por numerosas comunidades vegetales específicas; líquenes epífitos y comunidades de musgos se desarrollan al máximo (véase OCHSNER, 1933). Se presentan también comunidades de epifilos. La asociación de *Colura calyptrifolia,* descrita por ALLORGE (1938), es una comunidad de hepáticas epifilas limitada a la zona de niebla de las Azores. El área de distribución del bosque de abeto rojo en el alto Engadina sigue la banda de niebla que se extiende desde el paso de Maloja hasta Schlarigna (véase también BR.-BL., 1948, pág. 19).

Las nieblas, junto con la humedad atmosférica, actúan también disminuyendo la capacidad de la vegetación para alcanzar mayores altitudes debido a que absorben luz. Las nieblas persistentes son también las responsables de que en Irlanda, húmeda y fría, se alcance ya el límite superior del bosque a 300 ó 320 m y las colonias vegetales nórdico-alpinas lleguen hasta cerca de la costa.

γ) *Nieve*

La importancia de la nieve, como factor del hábitat, aumenta en dirección a los polos y a las cumbres. En los climas templado-cálidos los árboles planifolios siempre verdes pueden sufrir rotura de ramas a consecuencia de ella, pero es apreciable como reserva de agua. En el piso alpino superior y en los países nórdicos, la nieve se convierte en un factor determinante que limita la expansión de la vegetación.

La duración de la nieve es especialmente importante desde el punto de vista fitosociológico en los países nórdicos y en las altas montañas. Los ventisqueros musgosos (*Polytrichetum sexangularis,* etc.) son los que soportan la nieve durante más tiempo; de diez a diez meses y medio. Algunas comunidades de ar-

bustos enanos (*Loiseleurio-Cetrarietum*) y de pastizales, como el *Caricetum firmae* o el *Festucetum variae*, a la misma altitud sobre el nivel del mar, soportan la cubierta de nieve solamente durante unos pocos meses. En los Balcanes dura ciento ochenta y cinco días en el monte bajo de *Pinus mugus*, ciento sesenta en el hayedo subalpino, ciento veinte en el bosque de hayas y abetos, ochenta en el hayedo montano y sólo de treinta a cincuenta días en el bosque de roble y carpe (KIRGIN en HORVAT, 1961).

SCHRÖTER (1923, pág. 113) ha tratado la acción de la nieve sobre la vegetación en base a la bibliografía publicada en torno al tema. TH. C. E. FRIES (1913), BRAUN-BLANQUET (1913), NORDHAGEN (1936, 1943), KALLIOLA (1939), GJAEREVOLL (1949), E. SCHMID (1956) y HORVAT (1961) dan información detenida sobre el mismo.

SCHRÖTER agrupa los efectos del factor nieve según su utilidad o perjuicio para la vegetación. Distingue:

Efectos favorables. Protección contra la desecación, el frío y la brotación temprana, favorecimiento de la flora de primavera, aumento de la temperatura solar por reflexión, acción como abono por el polvo que arrastra, suministro de agua al fundirse, superficie pulida y resbaladiza para la expansión de las semillas y mantenimiento del calor del suelo.

WOEIKOFF (1889, pág. 14) midió en Petersburgo el 10 de marzo de 1888 las siguientes temperaturas, que ponen de manifiesto la disminución del frío a medida que aumenta la profundidad dentro de la nieve.

Temperatura atmosférica, −17° C; superficie de la nieve, −15° C. En la nieve, a 5 cm de profundidad, −11,3°; a 12 cm, −9,2°; a 23 cm, −8,4°; a 42 cm, −3,0°, y a 52 cm, −1,6° C.

El Instituto Suizo de Investigación del Clima de Alta Montaña midió en Davos (1560 m), en el invierno de 1937/38, las siguientes medias mensuales en la superficie de la nieve, y a 30 y 100 cm de profundidad:

	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril	
Superficie de la nieve	−16,5	−10,7	−16,7	−2,2	−1,6	°C
A 30 cm de profundidad en la nieve ...	− 1,7	− 3,7	− 5,8	−1,0	—	°C
Superficie del suelo a 1 m de profundidad en la nieve	− 0,6	− 0,6	− 0,2	−0,1	0	°C

El mínimo absoluto en la superficie de la nieve fue de −33,7°; a 50 cm de profundidad en la nieve fue de −1,6°, y a 1 m, de −0,6°.

Como consecuencia de la fuerte irradiación, por la noche la superficie de la nieve puede enfriarse hasta 9° por debajo de la temperatura atmosférica medida a 1,5 m de altura (MICHAELIS, 1934).

Efectos desfavorables. Polvo para la abrasión eólica, formación de una «zona peligrosa» en la superficie de nieve (Fig. 195), acortamiento del tiempo de vegetación si la cubierta de nieve dura excesivamente, daños mecánicos, arrancamiento del césped, formación de suelos poligonales, favorecimiento de la solifluxión.

A estos efectos desfavorables habría que añadir: la sequedad extrema sobre la cubierta de nieve en invierno, debido a la que la economía hídrica de las partes nuevas del vegetal que sobresalen por encima de la nieve se ve severamente afectada (MICHAELIS, 1934), deformación de las plantas leñosas por pre-

sión y ruptura de ramas, así como daños fisiológicos, esto es, disminución de la vitalidad, sobre todo de las plantas leñosas de gran tamaño; además de todo tipo de daños provocados por los aludes.

LAKARI (1920) demostró una disminución del crecimiento anual y pérdida de la producción de piñas y semillas de picea en los bosques finlandeses como consecuencia de los efectos perjudiciales de la nieve.



FIG. 159. *Picea cf. Engelmanni* en el límite del bosque en las Montañas Rocosas, 1200 m. Ramificación densa hasta la altura de la nieve, a partir de ahí la pierde en uno de sus lados. (Foto EGLER.)

El favorecimiento de ciertos parásitos por la acumulación de nieve puede incluirse también entre los efectos perjudiciales: el hongo parásito *Herpotrichia nigra* (*Sphaeriaceae*) forma una red miceliana pardo negruzca y viscosa entre las ramas de *Pinus mugo* y *Juniperus nana* en las hondonadas con abundante nieve, y puede determinar la muerte de poblaciones enteras, mientras que los arbustos situados en las proximidades, pero que no están tanto tiempo bajo la nieve, sufren muy poco o ningún daño.

En las zonas finlandesas donde la nieve es perjudicial aparecen una serie de hongos parásitos (sobre todo especies de *Fomes* y *Fomitopsis;* también *Trametes pini*), siendo en ocasiones de efectos desoladores.

Los acúmulos excesivos de nieve, como los que se han medido ocasionalmente en los Alpes (hasta 18 m) han de deberse a la acción del viento.

Temperatura atmosférica por encima de la nieve. La cubierta de nieve determina mayores oscilaciones en la temperatura de la capa aérea cercana al suelo. Estas oscilaciones son máximas muy cerca de la superficie de la nieve, por lo que las partes de la planta que sobresalen poco por encima de la nieve están muy expuestas a las heladas y en los árboles expuestos a las heladas se presenta por encima de la cubierta de nieve una zona muy pobre en ramas (figura 159).

De todos modos, puede participar también en este hecho la acción abrasiva de los cristales de nieve.

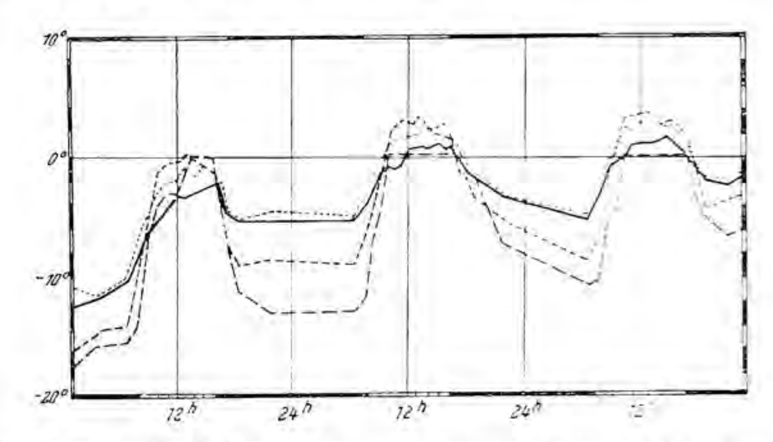


FIG. 160. Estratificación de la temperatura por encima de la nieve del 25 al 27 de marzo de 1932. ——— Temperatura atmosférica a 1 m de altura medida con el psicrómetro de aspiración. — — — Temperatura medida con el termómetro a 0 cm, - - - - - a 5 cm, ... a 156 cm de altura. La línea clara en las abscisas indica la duración de la insolación (según MICHAELIS, 1934).

Durante las horas soleadas del mediodía, la temperatura a 5 cm por encima de la nieve es algunos grados superior que a 1 m de altura, cuando se mide la temperatura atmosférica con el psicrómetro de aspiración; durante la noche se enfría mucho más. MICHAELIS (l. c.) ha representado gráficamente la estratificación de las temperaturas por encima de la nieve durante algunos días de marzo (Fig. 160).

b) HUMEDAD ATMOSFÉRICA

La humedad atmosférica influye sobre las pérdidas de agua a través de la transpiración. Cuanto más seco sea el aire, mayor será la fuerza evaporante que extrae el agua por las aberturas estomáticas de los órganos que transpiran.

Todos los factores del hábitat que determinan una disminución de la humedad atmosférica, como temperatura elevada, radiación intensa o fuertes vientos, contribuyen a aumentar las pérdidas de agua.

Sin embargo, la humedad atmosférica actúa también directamente sobre la conformación y estructura de los órganos vegetales. Trabajos experimentales han

mostrado que el aire húmedo favorece el crecimiento y la formación de hojas, mientras que disminuye la de espinas, se hace más lenta la maduración de las flores y los frutos e inhibe la formación de pelos.

Las plantas experimentales cultivadas en atmósfera húmeda se diferencian anatómicamente por una reducción de las capas de células del parénquima en empalizada y un agrandamiento de los espacios intercelulares del parénquima lagunar, limitación de los haces leñosos y lignificación retardada, agrandamiento de las células epidérmicas y de las células de la corteza y de la médula, formación de espacios intercelulares que en otras circunstancias no se presentan, retraso en la formación de súber y disminución del número de estomas.

El aire seco actúa de modo contrario, inhibiendo el crecimiento (¡nanismo de la vegetación!) y favorece en gran manera la formación de revestimientos de pelos. Determina un gran desarrollo del sistema radical y acelera la formación de flores y frutos.

Medida de la humedad atmosférica relativa. Climatológicamente se expresa la humedad atmosférica por el contenido absoluto del aire en vapor de agua en gramos o por la presión de vapor de agua en milímetros. Se determina también la humedad atmosférica relativa que indica la relación entre la presión de vapor de agua real y la máxima posible a la misma temperatura.

La humedad atmosférica relativa disminuye, como la presión de vapor de agua, hacia el interior de las grandes masas continentales.

TABLA 17. *Disminución de la humedad atmosférica relativa y la presión de vapor entre* 48,3 y 38,6° *de lat. N.* (Según HANN.)

	París	Viena	Elisabetgrado	Lugano	Irgis
Humedad atmosférica relativa (en verano) %.	73	70	63	60	45
Presión de vapor (media anual) en mm	7,5	7,1	6,6	6,4	5,1

No existe ninguna relación inmediata entre humedad atmosférica y cantidad de precipitaciones. No puede nunca deducirse de la ausencia de precipitaciones que la humedad atmosférica tiene que ser baja. Kola, en la Laponia rusa, recibe escasas precipitaciones (18 cm anualmente), pero posee una humedad atmosférica relativa media del 80%. La costa austro-occidental de Marruecos, el dominio climácico del bosque de Argania, recibe unas precipitaciones anuales que normalmente no superan los 30 cm. Sin embargo, la humedad atmosférica relativa oscila entre 80 y 90%. Por otra parte, el Monte Generoso en el Tesino meridional recibe 176 cm de precipitaciones y la humedad atmosférica media es sólo del 64%.

La humedad atmosférica relativa puede medirse mediante el higrómetro de cabello, por todos conocido, o bien por el psicrómetro de aspiración de ASSMANN.

Existe también la posibilidad de una medida termoeléctrica (véase DIEM, 1953) o la utilización de termistores (véase pág. 202).

ZÖTTL (1953) utilizó el psicrómetro de ASSMANN en sus medidas comparativas en las distintas asociaciones de los Alpes bávaros, después de que el higrómetro de cabello se mostrase insuficiente. De todos modos, también el psicrómetro funcionaba mal en medidas realizadas a pequeña distancia y los resultados son poco satisfactorios.

Las medidas del déficit de saturación y de la evaporación dieron resultados mejores.

Déficit de saturación. Si se resta la tensión de vapor realmente existente de la máxima posible a una determinada temperatura, se obtendrá el déficit de saturación del aire. Se expresa en milímetros de mercurio. A una humedad atmosférica relativa del 75% a 15° C le corresponde una tensión de vapor de 12,73 milímetros×0,75=9,56 mm. El déficit de saturación es la diferencia entre la tensión de vapor máxima posible (12,73 mm a 15° C) y la real (75%), esto es, 12,73 mm−9,56 mm=3,17 mm.

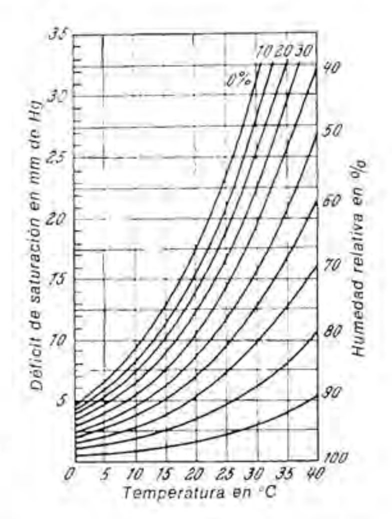


FIG. 161. Cálculo del déficit de saturación del aire a partir de la temperatura y la humedad atmosférica relativa (según STOCKER, 1935).

Si la humedad atmosférica relativa es alta, el déficit de saturación será pequeño (a 100% igual a 0). Se produce aridez cuando la presión de vapor atmosférica absoluta se mantiene constante, pero la temperatura aumenta. Si, por ejemplo, la presión de vapor absoluta es de 9,2 por la mañana y la temperatura es de 10°, la humedad relativa es del 100%. Si a lo largo del día se mantiene igual la presión de vapor absoluta (esto es, no varía la cantidad de vapor de agua en el aire), pero la temperatura asciende a 30°, la humedad atmosférica relativa desciende al 29% y el déficit de saturación aumenta a 22,5 mm. La aridez se presenta, por tanto, sólo de día y es consecuencia del aumento de temperatura (véase, por ejemplo, THORNTHWAITE, *Handbuch der Pflanzenphysiologie,* III, pág. 261).

De aquí resulta claro que países con humedad atmosférica relativa constantemente alta puedan tener un carácter desértico. En el noroeste de Africa, entre Agadir y Cabo Jubi, reina siempre una humedad atmosférica alta, pero el matorral árido de euforbias cactiformes llega hasta la costa (Fig. 162).

TABLA 18. *Oscilación diaria del déficit de saturación del aire en junio de 1901 en Pawlowsk* (59.41° lat. N.)

Hora	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23
Milímetros	0,3	0,4	1,2	3,3	6,1	7,2	8,6	8,5	7,7	5,2	2,3	0,8

Las medidas del déficit de saturación deberían referirse a las horas diurnas, ya que la transpiración estomática de las plantas superiores está muy disminuida por la noche. El déficit de saturación presenta también un máximo diario manifiesto entre las ocho de la mañana y las seis de la tarde.

Si se comparan los valores mínimos del mes más seco, se verá que los países polares, las montañas y las selvas lluviosas tropicales tienen el déficit de saturación menor, mientras que las estepas y desiertos cálidos y secos tienen el mayor. En el Schneekoppe de los Riesengebirge (1603 m) resultó tan sólo 1,7 mm durante el período de 1895 a 1904 a las catorce horas en el mes más seco (SZYMKIEWICZ).



FIG. 162. Asociación de *Euphorbia resinifera* y *Acacia gummifera* en Tanant, Mauritania. (Foto R. MAIRE.)

HESLOP-HARRISON (1960) observó unos máximos de 19 a 21,5 mm en Irlanda, de clima hiperoceánico, a finales de mayo en la superficie de las rocas calcáreas y al mismo tiempo un mínimo de 0,8 mm justo al lado, bajo un saliente expuesto al norte y cubierto por *Adiantum capillus-veneris* y *Conocephalum conicum*.

c) EVAPORACIÓN

La evaporación es proporcional al déficit de saturación. Está regulada por los mismos factores que el déficit de saturación; éstos son: humedad atmosférica, *temperatura, viento, presión atmosférica (altitud), insolación y radiación.*

De las investigaciones de IMPENS *y* SCHALCK *(1962) acerca de la influencia* de estos factores sobre la intensidad de la evaporación del aire se desprende

que ésta viene determinada principalmente por la radiación y que varía de modo paralelo a ella. Durante la noche actúan principalmente la fuerza del viento y el déficit de saturación.

La influencia de la temperatura sobre la evaporación se comprende si se considera la cantidad de agua que contiene 1 m^3 de aire saturado con vapor de agua.

Estas cantidades de agua para temperaturas sucesivas son, según WALTER y VOLK (1954), las siguientes:

TABLA 19

Temperatura °C	−10	−5	0	5	10	15	20	25	30	35	40
Agua en gramos	2,2	3,4	4,9	6,8	9,4	12,9	17,3	23,1	30,4	39,6	51,2

La figura 163 muestra hasta qué punto actúa la temperatura como acelerador de la evaporación.

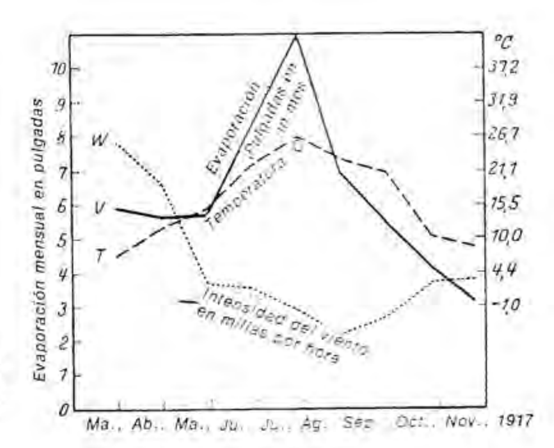


FIG. 163. Relación entre evaporación media mensual, intensidad del viento y temperatura en Lawrence, Kansas (según SCHULL, 1919).

Sin embargo, no puede deducirse la pérdida total de agua por parte de la planta a partir de la medida de la evaporación, tal como vimos; de todos modos, la transpiración está tan íntimamente ligada a la evaporación por relaciones de dependencia, que si no varía la abertura de los estomas pueden extraerse conclusiones acerca de la economía del agua en las comunidades vegetales a partir de los valores de evaporación en relación con las de precipitación.

Medidas con el atmómetro. La climatología emplea con éxito una superficie libre de agua de un perímetro determinado para las medidas de evaporación. Pero como una superficie de agua refleja la mayor parte de la radiación calórica y los cuerpos coloreados, como las plantas, la absorben, la radiación influirá de un modo muy distinto en la evaporación. Por ello, en los distintos casos se han introducido instrumentos de medida para evitar este hecho, buscando que reaccionen frente a los factores externos de un modo semejante a como lo hace la planta. Esto es el atmómetro.

El cuerpo evaporante es un vaso de arcilla porosa que se alimenta a partir de un recipiente de agua situada debajo. Si se evapora agua bajará el nivel del agua del recipiente; se puede leer la cantidad de agua evaporada directamente por la altura del nivel del agua. Se expresa en cm^3 por hora o día. Los atmómetros más utilizados son los introducidos por LIVINGSTON (1915). Los han mejorado SHIVE, JOHNSTON, LIVINGSTON y THONE (1920) y THONE (1924).

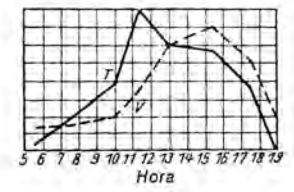


FIG. 164. Curso de la transpiración de *Encelia farinosa* (*T*) y evaporación de un atmómetro (*V*) el 25 de mayo, época seca (según SHREVE, 1923).

El atmómetro mejorado de LIVINGSTON y THONE (Fig. 165) consta de una botella ancha con tapón de goma. La botella llena de agua se comunica a través de un tubo de vidrio con el vaso esférico que evapora el agua; existe un segundo tubo corto que sirve para volver a llenarlo con agua destilada. Al utilizarlo se llena la botella hasta la raya *a* del tubo de llenado. La medida se realiza volviendo a llenar el atmómetro hasta la línea *a*.

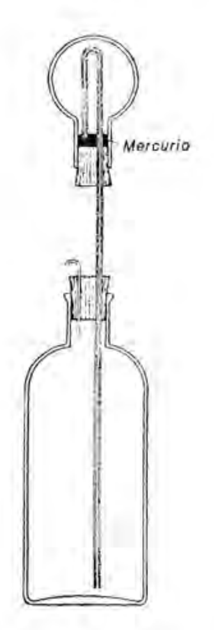


FIG. 165. Atmómetro de LIVINGSTON-THONE, representación simplificada.

Los tubos de comunicación deben cerrarse con mercurio para que no se produzca un falseamiento de los resultados, ya que todos los vasos de porcelana captan humedad por la lluvia o el rocío y la conducen a la botella. Una capa de mercurio de 5 mm de espesor entre dos tapones de algodón permite el ascenso del agua destilada en la evaporación y, sin embargo, impide la penetración del agua desde arriba.

Los vasos esféricos de porcelana que realizan la evaporación están calibrados con respecto a otro llamado «normal» y se venden en el comercio. Junto a los vasos normales de colores claros de los atmómetros existen también otros negros que tienen una evaporación mayor como consecuencia de la mayor absorción de calor (radioatmómetros).

La lectura del atmómetro debe realizarse bajo consideración del valor de calibrado y reducción al vaso normal. Si el factor de calibrado es 0,70 y la evaporación semanal es de 400 cm³, el resultado de la medida sería:

$$\frac{400 \times 70}{100} = 280 \text{ cm}^3$$

El tamaño de los atmómetros impide su colocación en espacios pequeños, aunque los resultados obtenidos de la evaporación son, sin más, comparables.

Las medidas con el atmómetro están especialmente indicadas para trabajos a largo plazo, mientras que las del déficit de saturación del aire indican oscilaciones locales breves.

La evaporación diaria de un pastizal en días secos de verano en el norte de Alemania es 1,14 mm, aproximadamente 1/3 de la evaporación de una superficie libre de agua (3,80 mm). Un suelo arenoso descubierto tiene una evaporación no superior a 0,26 mm.

Medidas atmométricas en comunidades. FULLER (1914) realizó medidas de evaporación con el atmómetro junto al lago Michigan a lo largo de tres períodos de vegetación. Las curvas de evaporación de los distintos años muestran diferencias considerables; en 1910 cayó el máximo en pleno verano (julio/agosto), en 1911 y en 1912 en mayo. Las cantidades evaporadas y las oscilaciones de la fuerza de evaporación son características de las distintas comunidades vegetales, mientras que los máximos y mínimos de la curva se presentan generalmente al mismo tiempo en todas las asociaciones investigadas.

El desarrollo de la vegetación en la zona de Michigan va de condiciones xéricas a medias, lo que se pone de manifiesto por el descenso progresivo de los valores de evaporación desde la comunidad inicial a la final, el bosque de hayas y arces. El bosque de hayas y arces climácico tiene una evaporación y oscilación mínimas, mientras que la asociación pionera de *Populus deltoides* en las dunas no sólo tiene la evaporación más intensa, sino que las oscilaciones son también mayores.

La evaporación semanal media medida con el atmómetro en centímetros cúbicos durante tres períodos de vegetación, en relación con el desarrollo de la vegetación, dio la siguiente serie: duna con *Populus deltoides* (22,3 cm³) → duna con *Pinus banksiana* (10,4 cm³) → duna con *Quercus velutina* (11,0 cm³) → bosque de *Quercus rubra* (8,8 cm³) → bosque de *Fagus grandifolia-Acer saccharum* (7,0 cm³).

El máximo de evaporación en mayo, antes de que el follaje de los árboles sea completo, supone un período crítico para el desarrollo de las plántulas.

Las investigaciones de WEAVERS (1917, 1918) en zonas de pradera y de bosque de Washington, Idaho y Nebraska dieron unos resultados muy expresivos. Sus curvas de evaporación complementan la caracterización de las asociaciones investigadas, concebidas éstas ciertamente de un modo algo amplio. Del desarrollo en el mismo sentido de las curvas de evaporación en distintas asociaciones se desprende claramente la influencia dominante del clima general (Fig. 166).

Las necesidades cuantitativas de las distintas comunidades se expresan en la cantidad de evaporación de las distintas asociaciones.

THONE (1923) ha realizado en Illinois medidas comparativas entre el atmómetro esférico usual y el radioatmómetro negro. La diferencia máxima entre las medidas del atmómetro usual y el radioatmómetro, elevadas estas últimas por la radiación térmica, se da en la primera decena del mes de mayo; por lo demás, las variaciones en la evaporación son bastante paralelas en ambos atmómetros.

De la relación entre el agua utilizable y la evaporación puede deducirse la sequedad relativa («relative xerophytism») del hábitat. Cuanto mayor sea la sequedad relativa, más abierta es la cubierta del suelo, menor el número de plántulas de árboles y de plantas anuales que sobreviven al verano seco.

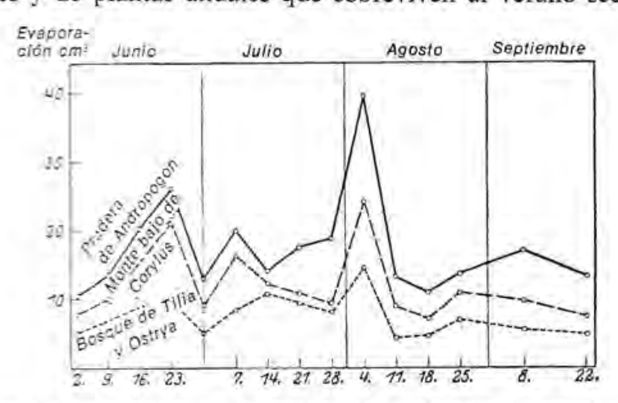


FIG. 166. Curvas de evaporación de la pradera de *Andropogon scoparius*, del monte bajo de *Corylus americana* y del bosque de *Tilia americana* y *Ostrya virginiana* en Peru, Nebraska (según WEAVER).

Atmómetro de Piche. El evaporímetro de Piche, tan utilizado por los meteorólogos, es el que más se utiliza actualmente para medidas comparativas de la evaporación en distintas comunidades vegetales y estratos de vegetación. Consta de un tubo de vidrio graduado, en cuya base se fija mediante un alambre un disco circular de papel de filtro de color verde de 3 cm de diámetro. Antes de utilizarlo, se perfora el disco con una aguja. El tubo de vidrio, lleno de agua, se fija al lugar de la medida de tal manera que ni siquiera vientos fuertes puedan moverlo.

La lectura en el tubo puede precisar hasta 0,01 cm^3 y lo mejor es realizarla cada hora o cada media hora. Para que las medidas sean comparables, es importante que todos los tubos tengan la misma abertura (1,1 cm) y que se utilice el mismo papel de filtro (papel secante normal verde, color en estado seco número 90 b [10 Gc-Gcc5]).

Según KLAUSING (1957) debe haber una relación casi constante entre la evaporación del disco verde de Piche y la transpiración óptima de una hoja. Con el atmómetro de Piche se pueden realizar medidas rápidas en muchas comunidades vegetales vecinas. A efectos comparativos son muy útiles las curvas diarias que transcurren más o menos paralelas.

Medidas de evaporación y atmómetro de Piche. La fuerza de evaporación del aire es una magnitud muy variable local y temporalmente, mucho más que la temperatura o las precipitaciones. No depende tan sólo de la humedad atmos-

férica, sino también del movimiento del aire y de la radiación. Se recomienda realizar las medidas simultáneamente en los estratos principales de vegetación de comunidades vegetales bien constituidas, bien en lugares donde se encuentran varias comunidades próximas entre sí o a base de distribuirse el trabajo varias personas. El motivo de esta recomendación es que la magnitud de la oscilación de la evaporación y la transpiración varía con el estado del tiempo y son posibles muchas combinaciones.

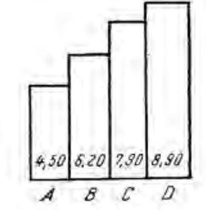


FIG. 167. Evaporación medida con el evaporímetro el 4 de julio en distintas asociaciones de la garriga en Montpellier (cm^3 por hora entre las 8 y las 20 horas). *A*, en el bosque bajo de *Quercus ilex* a 10 cm; *B*, en el mismo a 150 cm; *C*, en el *Quercetum cocciferae* a 20 cm; *D*, en el *Brachypodietum ramosi* a 10 cm.

La evaporación aumenta rápidamente de abajo a arriba en los días de vientos fuertes, incluso en el interior de los bosques y en primavera alcanzan ya, por ejemplo, en el estrato arbustivo superior (150 cm de altura) un valor cuádruple del correspondiente al estrato herbáceo a 5 cm.

En los pastizales secos del *Brachypodietum ramosi* de Montpellier hay una evaporación doble a la del estrato herbáceo del bosque bajo de *Quercus ilex* en los días cálidos del verano (Fig. 167). Simultáneamente, la suma de temperaturas en el bosque bajo es sólo dos tercios de la del pastizal abierto (BRAUN-BLANQUET, 1936).

OCHSNER (1933) ha estudiado a lo largo de un mes (agosto/septiembre) la evaporación diurna y nocturna en distintos hábitats epifíticos de un manzano. La evaporación diurna media menor (2,32 cm^3) se dio en la base del tronco con *Drepanium cupressiforme*, mientras que a 140 cm de altura en el *Physcietum ascendentis* de la parte norte se evaporó un promedio de 4,45 cm^3. Durante la noche se comprobó también en todos los habitats arbóreos y en cualquier tiempo una cierta evaporación, aunque a veces fuese muy pequeña.

Se ha utilizado muchas veces el atmómetro de Piche para la determinación de las diferencias entre la evaporación de las comunidades vegetales y sus estra-

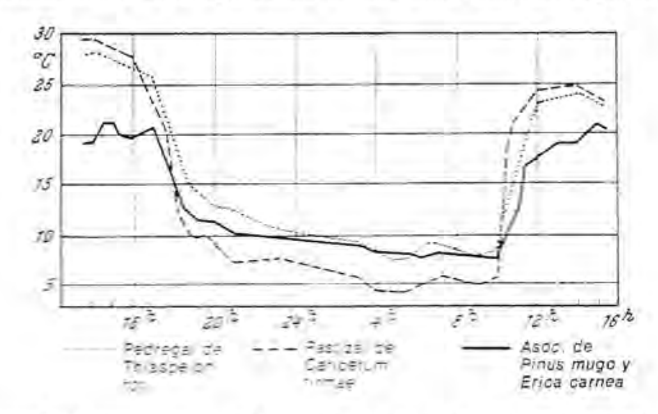


FIG. 168. Curso de la temperatura en la superficie del suelo en tres comunidades subalpinas de los Alpes bávaros, a 1840 m. (ZÖTTL, 1953.)

tos (véase STOCKER, FIRBAS (1931), VOLK (1931), BHARUCHA (1933), ADRIANI (1934), MOLINIER (1934), SOROCEANU (1936), BRAUN-BLANQUET (1936), GUINOCHET (1938), TCHOU (1949), ZÖTTL (1953), EGER (1958), TAGAWA (1959), etcétera).

Como una persona aislada difícilmente puede realizar observaciones permanentes en las comunidades naturales, se ha intentado encontrar distintos caminos. Hay que conformarse por lo común con curvas diarias en días favorables en la época principal de vegetación o hay que dar mensualmente o para cada estación del año una curva diaria (medida en días muy claros), o bien sumas diarias semanales de la evaporación para cada estación del año.

En cada caso se mide también la temperatura y con frecuencia también la humedad atmosférica. Las investigaciones simultáneas se refieren la mayoría de las veces a varias asociaciones y a través de ellas se obtienen valores comparables.

Para la representación de los resultados se utilizan generalmente los histogramas.

Si se ordenan las asociaciones según la fuerza de evaporación del hábitat, se obtiene una serie ascendente que conduce desde la clímax hasta las últimas etapas de degradación.

QUANTIN obtuvo en el Jura meridional la siguiente serie:

Evaporación media diaria en distintas asociaciones (12 semanas, distribuidas regularmente en cuatro estaciones del año; según QUANTIN, l. c.):

Querco-Carpinetum	*Querco-Lithospermetum*	*Xerobromion* (pastizal seco)	*Erysimo-Kentranthetum* (pedregal)
1,8	3,1	4,3	4,5 cm³

ZÖTTL (1953) ha realizado medidas de la evaporación en el Schachen, en los Alpes calcáreos bávaros a 1840 m, que demuestran el hecho citado por QUANTIN de que los valores de evaporación o la humedad relativa sobre el pastizal casi no difieren de los medidos en el pedregal.

Si se compara la evaporación diurna de doce horas en pleno verano entre comunidades de pastizales o matorrales subalpinos en días poco o casi nada nublados y otros de la región mediterránea, se encuentran las siguientes diferencias:

Media diaria de la evaporación

Schachen (1840 m)	Pastizal del *Caricetum firmae*		Matorral del *Mugo-Ericetum*
	1,9		0,95 cm³
Montpellier (50 m)	Pastizal del *Brachypodietum ramosi*	Matorral del *Quercetum cocciferae*	*Quercetum galloprovinciale*
	13,2	7,9	7,3 cm³

La media diurna de doce horas en las asociaciones de Montpellier (de mediados a finales de julio) es, pues, siete veces superior a la correspondiente a las comunidades del Schachen (mediados de agosto).

La evaporación del *Arrhenatheretum* de Göttingen en el estrato herbáceo superior durante todo el período de vegetación fue considerable, mientras que

en el estrato más cercano al suelo se midieron valores muy altos después de la siega y muy bajos cuando la hierba está más alta, tal como cabía esperar (EGER, 1958).

Repetidas veces se han realizado medidas simultáneas de la evaporación con el evaporímetro de Piche y medidas de transpiración con la balanza de STOCKER-BUNGE (véase BR.-BL., 1936).

KLAUSING (1957) ha desarrollado un atmógrafo de Piche que permite el registro continuo de la evaporación y que parece apropiado en las medidas de campo en distintas comunidades vegetales.

Medidas de evaporación y silvicultura. En los tratados de Silvicultura se consideran muy poco las condiciones de humedad atmosférica en el interior de los bosques. Se encuentran datos comparativos generales respecto de la humedad atmosférica dentro y fuera del bosque en SCHUBERT (1917), STOCKER (1923), RUBNER (1953) y GEIGER (1960), etc.

La fuerza de evaporación del aire adquiere gran importancia en la Ecología forestal, sobre todo en intentos de repoblación forestal en regiones áridas, así como en la lucha entre bosque y estepa. Ya en el pastizal seco del *Xerobrometum* se buscarían inútilmente plántulas de haya e incluso las plántulas de roble en veranos secos mueren casi sin excepción. Unicamente el pino albar (*Pinus silvestris*) puede sobrevivir a períodos largos de sequía, incluso en su fase joven. La menor protección por parte de los arbustos varía, sin embargo, las condiciones de evaporación y con ello las posibilidades de desarrollo de las plántulas de árboles.

Posibilidades de utilización del atmómetro de Piche. DE VRIES y VENEMA (1954) realizaron un control experimental cuidadoso de las posibilidades de utilización del evaporímetro. Llegaron a la conclusión de que la evaporación del evaporímetro, comparada con el consumo de agua de la vegetación, indica valores demasiado pequeños por acción de la radiación, y valores demasiado altos para el viento. Estos autores recomiendan, lo mismo que TAGAWA (1959), medir la intensidad de la radiación, la fuerza del viento, la temperatura atmosférica y la humedad, simultáneamente con los datos del atmómetro de Piche.

IMPENS y SCHALK (1962) han realizado medidas de este tipo. Dieron como resultado que la aridez se debía principalmente a la radiación, a la radiación solar, al déficit de saturación y a la velocidad del viento.

Caso de que las medidas con el atmómetro se realicen en días sin viento y con estado del tiempo regular en distintas comunidades simultáneamente, proporcionan medidas comparativas suficientemente exactas y son más sencillas que los complicados métodos más correctos desde el punto de vista físico.

La ventaja del atmómetro reside sobre todo en su fácil manejo, así como en que puede colocarse en muchos lugares y necesita poco espacio.

Si se determinan las temperaturas de los termómetros seco y húmedo del psicrómetro de aspiración de ASSMANN, podrán calcularse la temperatura atmosférica, la humedad atmosférica relativa y el déficit de saturación (STOCKER).

d) EVAPOTRANSPIRACIÓN

El fitosociólogo considera sobre todo, junto a la economía hídrica de la planta en particular, la evaporación del conjunto de la comunidad vegetal, para la que ha introducido THORNTHWAITE el término de evapotranspiración. La pér-

dida total de agua que supone una población se compone por una parte de la transpiración de la planta y por otra de la evaporación del suelo.

Según BERGER-LANDEFELDT (1953), en la Europa templada y durante el período de vegetación con pequeñas excepciones, la transpiración es la parte principal de la evapotranspiración, mientras que la evaporación tiene un papel secundario. La mayor parte de la precipitación vuelve a la atmósfera a través de la evaporación y la transpiración del bosque. Tres cuartas partes de las precipitaciones caídas en Alemania se utilizan en la agricultura y la silvicultura y corresponden, por tanto, en gran parte a agua transpirada por las plantas.

SPECHT (1957) ha realizado medidas comparativas de la evapotranspiración en el matorral australiano (de *Banksia ornata, Xanthorrhoea australis, Casuarina pusilla, Phyllota pleurandroides, Hibbertia stricta,* etc.) y en distintos tipos de pastizal y ha encontrado diferencias sustanciales.

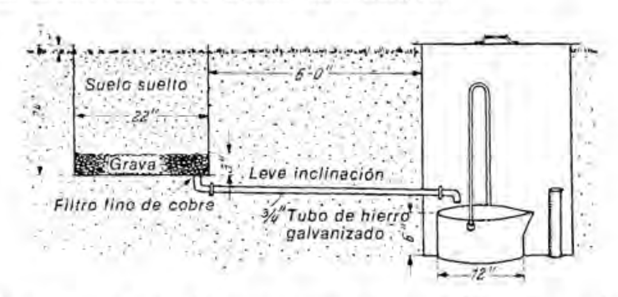


FIG. 169. Aparato para medir la evapotranspiración en los observatorios británicos (de GREEN, 1959).

NOIRFALISE (1962) ha recopilado recientemente los resultados de las medidas de la evapotranspiración.

Se desprende de todas las investigaciones que la evapotranspiración de un bosque supera a la de un pastizal. Este exceso es de un 14% según BURGER (1954), 9% según BOCHKOV y un 6% según VALEK.

La evapotranspiración parece especialmente importante bajo el clima atlántico, debido en parte a la retención de lluvia y en parte a la evaporación fisiológica. Comunidades forestales diferentes tienen una evapotranspiración muy distinta.

Bajo el clima atlántico, la evapotranspiración de las coníferas plantadas es superior a la correspondiente al bosque planifolio natural. NOIRFALISE cree que la extensión de los ataques del hongo *Fomes annosus,* que provoca grandes daños en las plantaciones de *Picea abies,* está relacionada con este hecho.

Respecto a los métodos de la medida de la evapotranspiración, remitimos a BERGER-LANDEFELDT (1955), quien realizó más de 70 000 medidas. Sus consideraciones ponen de relieve las grandes dificultades que se oponen a la medición exacta de la misma.

Los métodos de medida se discutieron en el Simposio de Ecofisiología de Montpellier (1962). BOUCHET subraya que la evapotranspiración potencial sólo puede tratarse como factor climático en un marco muy amplio, en superficies de algunas hectáreas. TURC da una fórmula simplificada para su determinación. Según IMPENS (1962), sin embargo, daría unos valores demasiado bajos en un 10 ó 20%; IMPENS obtuvo los resultados mejores con la fórmula de THORNTHWAITE.

Para medir la evapotranspiración real hay que considerar ineludiblemente a la potencial, ya que sólo así se comprenderán las posibilidades verdaderas de evapotranspiración, determinadas por el déficit de saturación, el flujo energético, la radiación y la ventilación (intercambio gaseoso y viento) (KLAUSING, 1959).

Los métodos de medida de la evapotranspiración y la transpiración potencial recomendados por KLAUSING pueden utilizarse también en climas áridos. Sin embargo, aún no se dispone de resultados en comunidades vegetales.

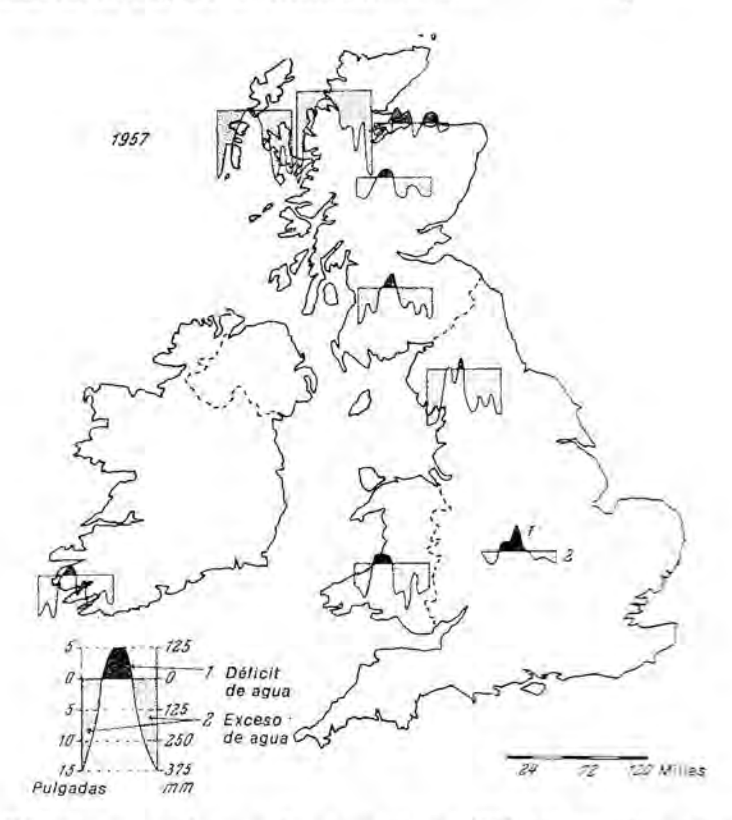


FIG. 170. Déficit y exceso de agua de mes a mes en 1957, sin considerar almacenamiento (según GREEN, 1959).

GREEN, del Servicio Británico de Conservación de la Naturaleza (1959, 1960), introduce un método simplificado para medidas durante largo tiempo y para la valoración climática. Su método se utiliza en las estaciones de medida de la evapotranspiración de las islas Británicas (Fig. 169).

En nueve observatorios se midieron los déficits y excesos de agua y se representaron gráficamente (Fig. 170).

Los mapas de déficits y excesos de agua de GREEN no son solamente apropiados para la caracterización macroclimática de una región; podrían utilizarse también en la Fitosociología, pues las observaciones continuas se refieren a superficies determinadas de pastizales, en el supuesto de que se conociera el carácter sociológico del pastizal en el que se han colocado los aparatos de medida.

Distribución de la humedad y relieve. Lo mismo que la temperatura y la luz, la distribución de la humedad está influida en gran manera por la configuración del suelo, lo que se manifiesta ya con ángulos de inclinación pequeños. Incluso la menor inclinación del suelo se refleja en la composición de la cubierta vegetal.

En el interior casi plano de la Australia occidental árida, las capas de agua pueden ya entrar en movimiento en una dirección determinada con pendientes de sólo 1:2000 (WALTER, 1962).

En las laderas de gran pendiente fluye la mayor parte de las precipitaciones tanto más deprisa cuanto menos la pueda retener la cubierta vegetal viva o muerta.

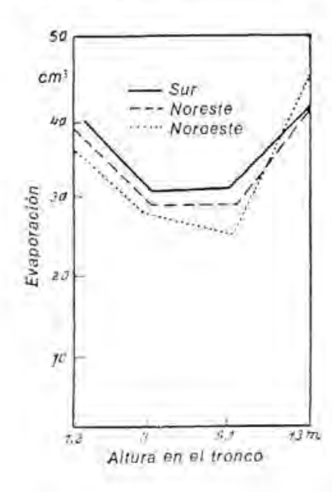


FIG. 171. Diferencias en la evaporación a distintas alturas y orientaciones en el tronco de *Quercus stellata* (según PESSIN).

Las precipitaciones aumentan mucho en las montañas tropicales porque la atmósfera puede contener allí mucho más vapor de agua que bajo un clima templado. Cada pequeña elevación provoca un aumento en la precipitación.

La parte de la montaña opuesta a la del máximo de precipitaciones recibe, a la inversa, un mínimo relativo de precipitación (véase pág. 259).

Cuanto mayor sea la pendiente, desciende naturalmente con mayor facilidad la grava, e incluso el mismo suelo.

El fluir del suelo, o solifluxión, se observa particularmente sobre un subsuelo impermeable o helado, y se favorece por la helada y deshielo frecuentes del «estrato resbalante» superficial saturado con agua del deshielo.

Epífitos y humedad. A pequeña escala, la distribución de la humedad se pone ya claramente de manifiesto en la disposición de las comunidades de criptógamas epifíticas en los árboles (véase OCHSNER, 1928; BARKMAN, 1958).

PESSIN (1925) determinó las diferencias de evaporación en los distintos lados del tronco de *Quercus stellata* (Fig. 171); OCHSNER ordenó los epífitos del tronco de *Populus nigra* según los puntos cardinales y obtuvo el dibujo representado en la figura 100.

Los líquenes foliáceos se limitan casi exclusivamente a la ladera norte (sombra), la forma de *Leucodon* de los musgos a la sur (iluminación y sequedad) y la forma de *Orthotrichum* y de la hepática *Radula* en la oeste (lado de la lluvia).

BARKMAN (l. c.) considera con profundidad la dependencia de los epífitos y las comunidades epifíticas con respecto a la humedad, exposición e inclinación del tronco. Una asociación típica de los sitios por donde se escurre el agua, el *Prasioletum crispae*, se observó sólo con una inclinación del tronco de 87 a 94°.

4. Viento

El viento se convierte en el factor decisivo de la configuración de la vegetación en las costas, en las amplias llanuras abiertas y en las crestas de las montañas.

Fuerza del viento. La fuerza del viento aumenta con la altura sobre el suelo (Fig. 172). Según HELLMAN (*Meteor. Zeitschr.*, 32, 1915), la velocidad media del viento a lo largo de un año sobre un terreno abierto en Nauen a 2 m de altura fue de 3,29 m/s, a 16 m de 4,86 m/s y a 32 m de 5,54 m/s.

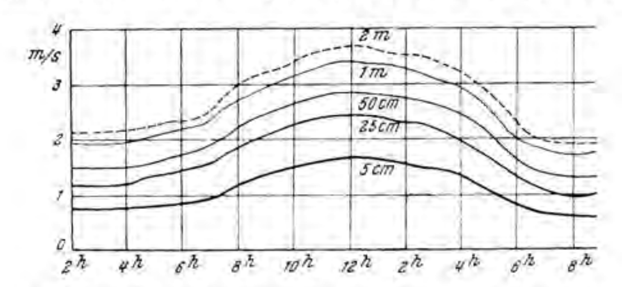


FIG. 172. Curso diario de la velocidad normal del viento a distintas alturas sobre el nivel del suelo (según HELLMANN de GEIGER, 1950).

En las costas azotadas por el viento en Irlanda meridional es de 7,4 m/s (Valentia), aproximadamente igual que en las cumbres de los Alpes: Säntis (2440 m), 7,7 m/s; Sonnblick (3100 m), 7,5 m/s; el Pikes Peak (4308 m) registra 9,2 m/s, y el Mount Washington (1950 m), de situación aislada, dio 15 m/s de media anual [1].

Los valores extremos son enormes. En el Sonnblick alcanzan, por ejemplo, medias horarias de 58,1 m/s; el anemómetro de Säntis registró el 27 de enero de 1890 una media diaria de 32,3 m/s; entre las trece y las catorce horas, el viento alcanzó una velocidad de 46,1 m/s (máximo en Zürich, entre 1890 y 1900: 24 m/s). Un viento huracanado de esta fuerza es capaz de romper o desarraigar árboles y de arrancar piedras de suelos helados y lanzarlas al aire (BR.-BL., 1913, pág. 53).

Huracanes. Los huracanes muy fuertes acaban con las plantas y los vientos que actúan durante largo tiempo les confieren una forma especial. BROCKMANN-JEROSCH (1929) y RUNGE (1957, 1959) dan numerosos ejemplos en este sentido.

[1] El número de trabajos botánicos que tratan el problema del viento se ha multiplicado tanto que sólo podemos indicar aquí algunos de los más importantes: TH. C. E. FRIES (1913), BRAUN-BLANQUET (1913, 1915), SKOTTSBERG (1916), KÜHNHOLTZ-LORDAT (1923), SZYMKIEWICZ (1924), VISHER (1925), BROCKMANN-JEROSCH (1925, 1929), HAUMAN (1926), BURGER (1932), FRITZSCHE (1933), TAKAHASHI (1936), RIVALS (1950), GEIGER (1950), RUBNER (1953), RAABE (1957), ESKUCHE (1957), RUNGE (1957, 1959), HORVAT (1961), etc.

Los torbellinos son muy perniciosos para la vegetación. El tifón de los Mares del Sur del 13 de septiembre de 1934 azotó la costa oriental de Shikoku, Kobe, Kyoto y Osaka con una velocidad de 60 a 70 km/h. La estación meteorológica de Osaka indicó 60 m/s y el anemómetro se rompió. El tifón dejó tras sí ciudades y bosques destruidos. Los árboles aislados fueron más resistentes que las masas forestales enteras (TAKAHASHI, 1936).



FIG. 173. Forma provocada por el viento en *Cedrus atlantica* en el Lalla Kheditscha, 2200 m, Argelia. (Foto K. MÜLLER, excurs. BR.-BL.)

El Servicio Meteorológico de Saint-Denis en la Reunión señaló el 26/27 de abril de 1948 un viento de 220 km/h durante poco tiempo. Los torbellinos a veces no tienen en estos casos más de 50 m de diámetro. Entre las especies arbóreas introducidas más resistentes a ser arrancadas de raíz destacan: *Araucaria cookii, Cinnamomum camphora, Cryptomeria japonica, Platanus acerifolia* y *Tecoma leucoxylon* (RIVALS, 1950).

La mayor intensidad del viendo medida hasta hoy en tierra es la de 260 kilómetros/h=72 m/s, y sobre el mar, la de 325 km/h (RIEHL, *Trop. Meteor.*, 1954).

Acción mecánica del viento. La acción continua del viento durante largo tiempo es sobre todo la que determina la configuración de la vegetación.

Los daños que sufren los retoños y las yemas del lado que soporta la acción del viento son muchas veces paralelos a un mayor desarrollo de la parte protegida de su acción, de modo que se originan árboles, en forma de bandera, y matorrales recortados compactos y lisos, en forma de duna, característicos de las regiones muy ventosas (Fig. 173, 174). En los lugares montañosos sometidos a la acción del viento puede reconocerse su dirección principal, no sólo en la vegetación arbórea y arbustiva, sino incluso en los pastizales (Br.-Bl., 1913).



Fig. 174. *Olea europaea* recortada por el viento entre Gorgese y Sagone. (Foto Nábelek, excurs. S.I.G.M.A.)

La arena, la grava y los cristales de sal o de nieve actúan como polvo corrosivo y agudizan la acción mecánica del viento.

Las crestas y poljes de la región costera croata están sometidos a la fuerte acción del Bora (viento en el Adriático); las coloniza una comunidad de caméfitos rica en especies, ecológicamente bien definida y compuesta por *Globularia cordifolia, Satureja subspicata, Carex humilis, Edraeanthus tenuifolius, Teucrium montanum* y *Crepis chondrilloides.* Esta comunidad resiste bien la acción de este fuerte viento desecante (Horvat, 1961).

La erosión eólica es máxima a una altura de pocos centímetros por encima del suelo o de la superficie de la nieve. Esta zona es muchas veces perjudicial para los árboles y los arbustos (Fig. 175). Las ramas sometidas al viento muestran muchas veces en la zona afectada los efectos de la arena o la nieve arrastradas por el viento. Pierden la corteza en un lado o a todo su alrededor y en

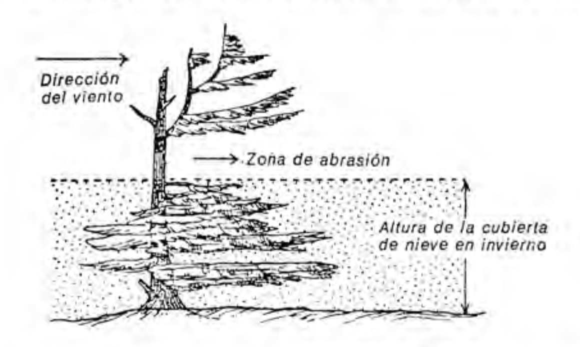


FIG. 175. Picea en forma de bandera, en la parte afectada por el viento junto al límite del bosque en los Alpes y abrasión eólica.

ocasiones se ven abrasionados. Incluso los arbustos en espaldera muy cercanos al suelo, como *Dryas, Salices* y *Loiseleuria procumbens,* así como las plantas en almohadilla, llevan señales de la erosión del viento. Los granos de arena y los cristales de nieve provocan unos cuadros de erosión semejantes, aunque la abrasión provocada por la arena es más profunda (Fig. 176).

Las plantas fasciculadas nórdico-alpinas *Elynea myosuroides* y *Juncus trifidus,* así como las pulvinadas, *Androsace helvetica, Silene acaulis, Saxifraga caesia, S. retusa,* son muy resistentes a la abrasión por la nieve. En las crestas azotadas por el viento siguen creciendo, aunque roídas por un lado o por la parte



FIG. 176. Acción abrasiva de la arena en el desierto. *1 Stipa tenacissima* (atocha). Cresta rocosa en la región de dunas de arena al oeste de Biskra, Sáhara. Planta fascicular muerta, erosionada por la acción de la arena. *2 Andropogon laniger,* planta fascicular erosionada por uno de sus lados, de los alrededores de Tolga, Sáhara. *3 Centaurea omphalotricha,* pedazo retorcido que vegeta pobremente, erosionado en sus tres cuartas partes. Desierto rocoso entre Tolga y Biskra (según BR.-BL., 1913).

central más elevada, protegidas unilateralmente del viento por la parte muerta de la almohadilla (Fig. 177). Según HÄYRÉN (*Med. Soc. Fauna et Flora Fenn.*, 44, 1918), las almohadillas de los musgos *Hedwigia albicans* y especies de *Rhacomitrium* en la región finlandesa insular son especialmente resistentes. Las poblaciones de *Rhacomitrium lanuginosum* pueblan también las crestas de las montañas azotadas por el viento marino en la Irlanda occidental.

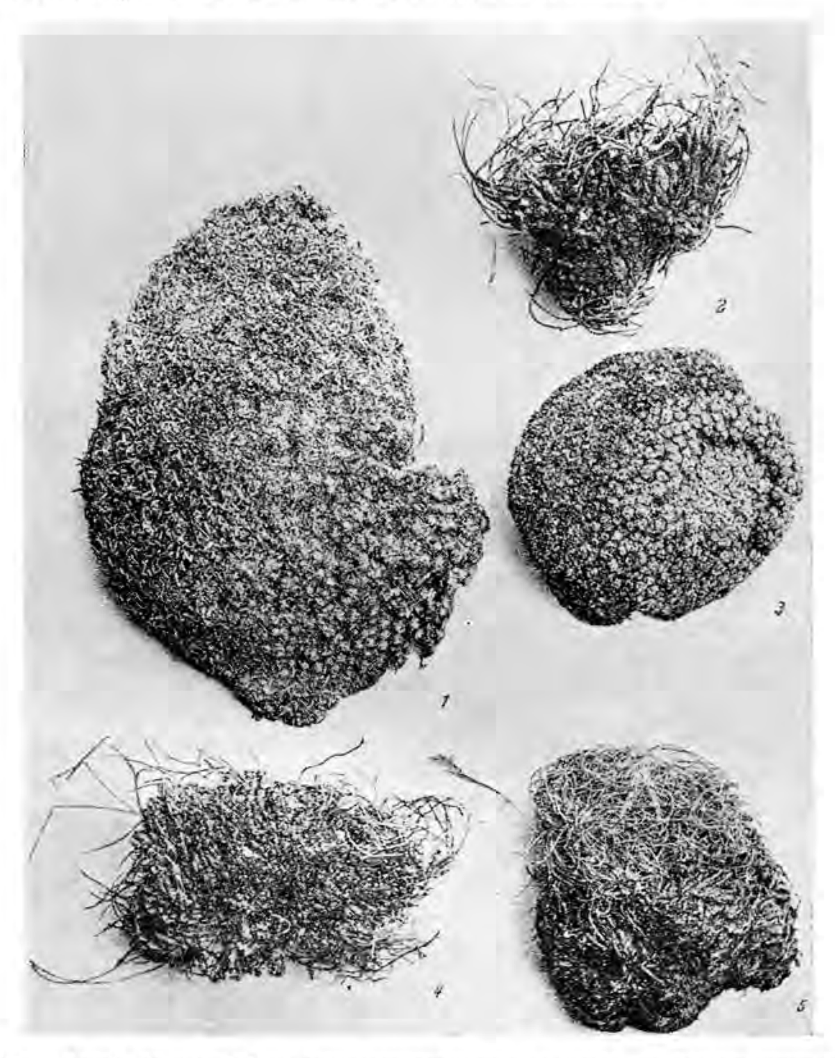


FIG. 177. Acción de la ventisca, nieve arrastrada por el viento, en lugares ventosos altoalpinos. *1* Almohadilla de *Silene acaulis* erosionada unilateralmente. Flimserstein, 2670 m, en lugares ventosos y sin nieve, enero 1911. *2 Elyna myosuroides,* césped marginal erosionado del puerto de Alpli, junto a Parpan, 2640 m, agosto 1910. *3 Androsace helvetica,* almohadilla muerta en una mitad, en el Stäzerhorn, cima rocosa sin nieve, 2500 m, marzo 1911. *4 Elyna myosuroides* del Piz Lagalb, 2600 m, lugar expuesto al viento, febrero 1906. *5 Festuca glacialis,* almohadilla semiesférica erosionada unilateralmente de la cumbre expuesta al viento del Pic de la Bernatoix, Pirineos, 2600 m, agosto 1907 (según BR.-BL., 1913).

Acción fisiológica del viento. La acción fisiológica del viento se presenta siempre junto a la acción mecánica. La acción fisiológica desecante del viento se ha investigado experimentalmente en varias ocasiones, como, por ejemplo, por SORIANO (1953), que da también indicaciones bibliográficas. Si el suministro de agua es insuficiente o se ve retardado por congelación del suelo, después de un viento intenso aparecen las mismas manifestaciones de marchitez que en una intensa sequía. Los retoños jóvenes y jugosos se secarán, las hojas se vuelven amarronadas en las puntas y los bordes, allí donde la pérdida de agua es mayor y muchas se curvan o enrollan.

La acción fisiológica del viento determina el límite polar de los bosques. Según KIHLMAN (1890, pág. 75) no es la fuerza mecánica del viento, ni el frío, ni el contenido en sales o la humedad atmosférica quienes limitan al bosque, sino que principalmente es la desecación de los brotes jóvenes ininterrumpidamente durante meses en una estación en la que resulta imposible la recuperación del agua evaporada. Sin embargo, tanto en el norte como en la montaña la acción desecante fisiológica está siempre acompañada de la acción mecánica perjudicial del viento, precisamente en el límite de los árboles. En la vegetación arbórea se pone más intensamente de manifiesto la acción conjunta.

Viento y límite del bosque. Es conocida la hostilidad frente al arbolado de las islas y costas marinas expuestas a la acción del viento. Según SKOTTSBERG (1916) y HAUMAN (1926), la ausencia de bosques en grandes regiones de Argentina meridional se debe a la fuerza persistente de los vientos. Ellos establecen en la Patagonia occidental y en la Tierra del Fuego un límite «marítimo» de los bosques, más allá del que sólo aparece un pobre matorral en almohadilla. MORISSON achaca la pobreza de la Patagonia meridional y la imposibilidad de un desarrollo de la agricultura en ella, excepto en algunas barrancas protegidas, a la violencia destructora de los vientos del oeste y suroeste.

SZYMKIEWICZ (1924), a base de sus estudios climatológicos, llega a la conclusión de que las regiones frías de la Tierra donde la velocidad media del viento a 10 m de altura sobre el suelo alcanza 6 m/s han de carecer de árboles.

Los vientos fuertes acompañados de heladas son especialmente perjudiciales para los árboles. A ello se debe el peculiar recorrido del lindero del bosque paralelamente a la costa a ambos lados del estrecho de Behring y también en el Labrador. Ello explica también el descenso del límite del bosque en las crestas expuestas al viento en nuestras montañas medias, la Selva Negra, los Vosgos, Auvernia y los Cevenes meridionales. Este límite del bosque determinado por el viento tiene como consecuencia que los grupos superiores de hayas en la Selva Negra alcancen casi la misma altitud (hasta unos 1450 m) que en los Cevenes meridionales, con una cresta de altitud semejante, a pesar de que la primera se encuentra varios grados de latitud más al Norte. El monte alto en los Cevenes meridionales está bordeado en las crestas expuestas al viento por un cinturón protector de hayas rastreras, aunque hoy día esté interrumpido en muchos puntos (Fig. 178).

Los límites del bosque determinados por el viento son también característicos de cumbres aplanadas de montañas aisladas en la Laponia sueca. A menudo se sitúan considerablemente por debajo del límite climático del bosque determinado por la temperatura.

Erosión del suelo. En las regiones áridas, sobre todo donde una tala o pastoreo excesivos han dañado a la vegetación, se produce la erosión superficial de

grandes áreas, de cuya extensión depende la riqueza de provincias enteras de la Argentina (HUECK, 1951).

Debido al laboreo intenso del suelo y bajo la influencia de vientos violentos y persistentes se han provocado en la Pampa central campos de arenas movedizas casi totalmente estériles, que sólo pueden habitar algunas malas hierbas efímeras, como *Kochia scoparia* y *Bassia hyssopifolia,* entre otras (PARODI, l. c.), y que recuerdan a los «Scalds» de Nueva Gales del Sur. La superficie de estos suelos arcillosos está fuertemente cementada. En la repoblación de las superficies erosionadas, casi sin plantas, juegan un papel importante los terófitos, entre ellos nuestras *Salsola kali* y *Spergularia rubra,* y las de Australia, *Eritrichium australasicum, Chenopodium atriplicinum* y *Melothria micrantha.* El desarrollo subsiguiente puede acelerarse arando (BEADLE, 1948).



FIG. 178. Hayas rastreras que forman el límite del bosque en la cresta noroccidental del Aigoual, Cevenes meridionales, 1500 m. (Foto E. FURRER.)

HUECK (1951) expone un método biológico muy particular de medida de la erosión eólica en la estepa de arbustos de Catamarca (Argentina). El cuello de la raíz de los arbustos xerofíticos de la estepa proporciona una estima de la pérdida anual de tierra. De este modo se puede determinar bajo *Larrea cuneifolia* una pérdida media anual de 2,5 cm. El viento es el factor principal en la pérdida de tierras y le sigue el agua con una importancia mucho menor.

Las investigaciones de W. CHRISTIANSEN (1951) en la región litoral seca de Schleswig-Holstein muestran que también debe temerse la erosión eólica, incluso en las comunidades vegetales de la Europa media. Las comunidades cercanas al *Corynephorion* son las más perjudicadas por la erosión por el viento.

Acción del viento en la alta montaña. La actividad erosiva del viento se pone muy especialmente de manifiesto en la alta montaña.

La influencia perjudicial de la acción mecánica del viento por minado y descomposición del pastizal, sobre todo del *Elynetum, Caricetum firmae* y *Loiseleurio-Cetrarietum,* se pone de manifiesto en los lugares expuestos al viento que no aguantan la nieve en invierno. El viento, igual que el oleaje sobre el acantilado, aprovecha cualquier herida abierta en el pastizal para perforarlo y roerlo. Rompe la capa de tierra y descubre el sistema radical. Costras de líquenes se implantan sobre los fragmentos moribundos del césped, que, por último, mueren y se dispersan junto con la tierra fina. Si el viento continúa perforando y destruyendo el pastizal llega a desaparecer el suelo. Si la acción del viento es



FIG. 179. Destrucción del pastizal que forma círculos por acción del viento en la cresta del Puig d'Alp, Pirineos, 2430 m (de BR.-BL., 1948).

frontal se separarán pedazos de suelo (Windanrisse) (Fig. 180), y si el viento es lateral se formarán surcos alargados, de modo que la línea de la cresta aparece como arrancada por el arado. La reinstauración del pastizal es muy lenta y se inicia por espalderas de *Dryas octopetala* y *Salix serpyllifolia,* o bien por *Carex rupestris, Loiseleuria procumbens* o *Polytrichum juniperinum,* según el suelo y la altitud.

Alectoria nigricans y *A. ochroleuca* son muy resistentes al viento; se considera también *Cetraria cucullata, C. crispa, C. nivalis* y *Thamnolia vermicularis* resistentes al viento. Las cladonias son sensibles al mismo.

Se pueden diferenciar algunas variantes del *Loiseleurio-Cetrarietum* según la distribución espacial de estos líquenes. Las variantes se ordenan en el terreno según su resistencia al viento (PALLMANN y HAFFTER, 1934; BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954).

La asociación del *Caricetum firmae,* rico en *Dryas,* desaparece en los suelos esqueléticos calizos. El *Elynetum,* el *Curvuletum elynetosum* y el *Curvuletum cetrarietosum,* con abundancia de líquenes resistentes al viento (*Thamnolia vermicularis, Cetraria cucullata, C. nivalis, C. juniperina*), caracterizan las localidades extremas, sin nieve y expuestas al viento en las altas montañas.

Las comunidades citadas anteriormente se corresponden con el *Trifidi-Distichetum,* el *Versicoloretum tatricum* y el *Caricetum carpaticum* en el Tatra, bajo

las condiciones ambientales equivalentes (PAWLOWSKI, 1935, 1959; JENÍK, 1958); en Auvernia, entre 1700 y 1800 m, con el *Chrysanthemo-Festucetum spadiceae* (BR.-BL., 1926); en los Pirineos orientales, con el *Elyno-Oxitropidetum foucaudii* (BR.-BL., 1948); en las Baleares, con las garrigas de *Astragalus poterium* (véase Fig. 72).

En las crestas expuestas al viento en el alto Atlas (Djebel Ourgouz), a 2500 m, hemos observado indicios de fuerte erosión por el viento en la asociación de *Festuca maroccana* y *Scutellaria demnatensis* que recubre el filo de la cresta.



FIG. 180. Erosión eólica en el *Elynetum* en el Piz Padella, 2500 m. (Foto J. KLIKA y BR.-BL.)

Todas estas «comunidades sometidas al viento» están muy bien delimitadas espacialmente y florísticamente están bien separadas de las comunidades de pastizales limítrofes; su estudio ecológico comparativo constituiría, por tanto, un fructífero campo de trabajo[1] (Fig. 354). En ocasiones puede observarse en lugares alpinos ventosos una zonación de la vegetación determinada por la distinta intensidad del viento. Junto a la acción directa del viento en el hábitat se da muchas veces una influencia indirecta sobre el hábitat por modificaciones en la constitución del suelo, de su fauna y de la circulación del anhídrido carbónico. Sin embargo, estas condiciones casi no se han estudiado todavía. El suelo de los rincones ventosos tiene un *p*H más elevado que el de los lugares limítrofes protegidos del viento, si las demás condiciones son iguales; es, por tanto, menos ácido (BR.-BL. y JENNY, 1926).

---

1 BR.-BL. (1948) describe comparativamente los *Loiseleurio-Cetrarietum* alpígeno y pirenaico.

Formación de dunas. Las dunas arenosas del litoral presentan cuadros de erosión eólica muy acentuados. KÜHNHOLTZ-LORDAT (1923) los describió con precisión por primera vez en la costa mediterránea francesa.

A VAN DIEREN (1934) le debemos una importante aportación acerca de la formación organógena de las dunas. Diferencia entre «formas físicas de dunas», que se forman generalmente sin la colaboración de organismos vivos de las dunas, y las «dunas organógenas», cuya formación se debe a plantas vivas y sus comunidades, capaces de soportar el recubrimiento de arena.



FIG. 181. Aspecto estival de la asociación de *Ammophila* y *Medicago marina* en Carnon, cerca de Montpellier; en primer plano, *Echinophora spinosa* y *Euphorbia paralias*. (Foto RÜBEL y ÜHLINGER.)

El *Ammophiletum arundinaceae* en el Mediterráneo (Fig. 181) y el *Agropyro-Ammophiletum* en la costa meridional del Atlántico europeo se cuentan entre las asociaciones de dunas que mejor soportan la acción abrasiva del viento y el recubrimiento de arena.

Ambas asociaciones se sitúan en la cresta de la duna, la fijan y prosiguen su desarrollo con la constitución de la duna. Con algo más de protección le siguen el *Crucianelletum* mediterráneo, y junto al océano, el *Helichryso-Artemision crithmifoliae* de Portugal.

A estos primeros estadios de fijación de la duna le siguen las comunidades arbustivas siempre verdes, las poblaciones de *Ephedra distachya* en el Mediterráneo y la asociación de *Ulex latebracteatus* y *Cistus salviifolius* en el norte de Portugal (BR.-BL., PINTO, ROZEIRA).

La formación de las comunidades de dunas del Atlántico Norte, del orden *Elymetalia arenariae,* es en principio semejante.

Las playas entre Sète y Agde están sometidas en un alto grado al movimiento de las dunas y nos presentan unos cuadros caóticos de vegetación (figuras 182 y 184); otro tanto sucede en la costa del norte de Portugal.

Bajo la influencia del viento se completa el transporte de las masas de arena a lugares de vegetación pobre en el interior. Si el avance de la arena es lento, la vegetación podrá muchas veces evitar el quedar enterrada, de modo que crecerá a través de la arena y la fijará. Los geófitos rizomatosos *Agropyron* y *Calamagrostis* (sobre todo *C. epigeios*), así como *Aristida pungens* y *Euphorbia gouyoniana* del desierto norteafricano son fijadores de arena por excelencia. Gracias a que el vástago se va elevando al mismo tiempo que aumenta el nivel de la arena, colaboran en la formación de dunas y, desde el punto de vista geomorfológico, actúan como edificadores (Fig. 183).

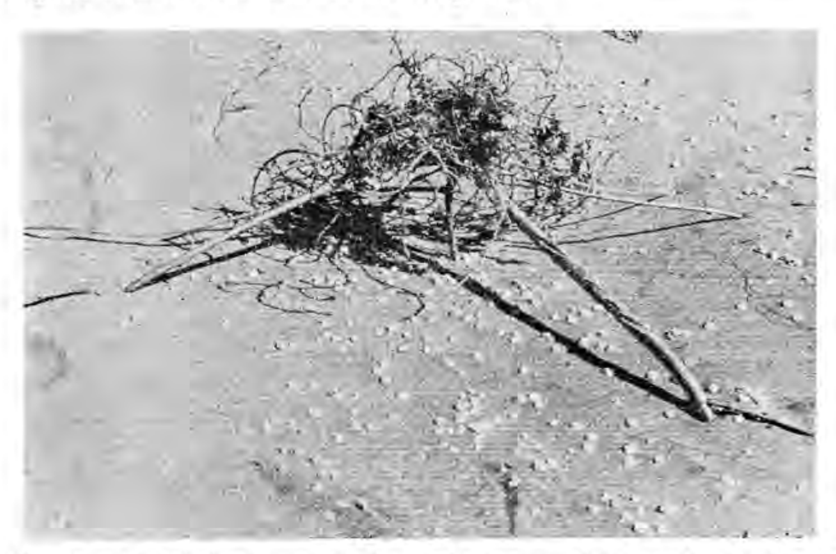


FIG. 182. Fase final de la destrucción de una duna entre Sète y Agde. Erosión del suelo junto a *Crucianella maritima.* (Foto T. WRABER y BR.-BL.)

Dunas móviles. Las dunas móviles, que se suceden unas a otras en largos trechos con algunas interrupciones, son muy peligrosas para la cubierta vegetal. El comportamiento de las comunidades vegetales naturales proporciona los mejores puntos de apoyo para combatirlas.

En la enorme región de dunas entre el cabo Sim y el cabo Ghir, en la costa del sur de Marruecos, se establece una sucesión característica de comunidades entre las dunas de 20 o más metros de altura. Su estudio ha conducido a la lucha racional contra la migración de las dunas. La franja de suelo recién abandonada por la duna móvil soporta un estadio inicial de *Ononis tournefortiana,* al que sigue la asociación más densa de *Ononis angustissima,* que es sustituida en último término por el matorral de *Retama webbii.* Sin embargo, antes de que este último alcance su desarrollo total, llega la duna siguiente y entierra los arbustos (Fig. 414, pág. 671).

La fijación artificial de las dunas se inicia en el estadio de *Ononis angustissima,* que se implanta artificialmente sobre superficies de varios kilómetros



FIG. 183. Embriones de dunas y duna de la altura de un hombre con *Aristida pungens,* al oeste de Biskra, Sáhara. (Foto K. MÜLLER, excurs. BR.-BL.)



FIG. 184. Destrucción del *Crucianelletum maritimae* de las viejas dunas cerca de Agde. (Foto BR.-BL. y WRABER.)

de ancho. Para ello se distribuyen ramas con semillas a lo largo del suelo y se clavan en la arena. Una vez se ha establecido el *Ononidetum,* se siembra la *Retama* o bien ésta aparecerá más tarde o más temprano de modo natural, sin necesidad de ayuda (BR.-BL. y MAIRE, 1924).

PARODI (1947) ha descrito las temibles dunas interiores de Argentina. En parte están totalmente desprovistas de vegetación y en parte se encuentran colonizadas por fijadores, como *Panicum urvilleanum* (jaboncillo), *Sporobolus ri-*

gens (unquillo) y el arbusto *Plazia argentea* (olivillo) de la familia de las compuestas. Se presentan todos los estadios de transición entre las dunas desnudas hasta las fijas y colonizadas por hierbas graminoides. Si se daña el césped por un laboreo imprevisor e indisciplinado puede darse un retroceso y producirse una extensión del campo de dunas.

Adaptaciones al viento. Lo mismo que la resistencia al frío o a la sequía, la resistencia de las plantas contra la acción del viento es también una característica específica que se debe, al menos en parte, a adaptaciones morfológico-anatómicas. El crecimiento en almohadillas se considera una forma de protección contra el viento fuerte y muchas veces es «engendrado» por su acción. Las plantas en almohadilla son características de localidades expuestas al viento: regiones costeras, estepas desérticas, crestas de las altas montañas y región ártica.



FIG. 185. Repoblación de *Pinus mugo* en el cervunal de la cumbre del Aigoual, Cevenes meridionales, 1540 m, aniquilada por el viento y la ventisca. (Foto FURRER.)

Las plantas en almohadilla no son sólo poco sensibles frente al viento, sino que también lo son frente a las oscilaciones térmicas y a la radiación intensa. Por ello no es fácil estimar la «resistencia al viento» de las plantas prescindiendo de la influencia de otros factores. Desde el punto de vista forestal sería valioso conocer la resistencia específica de las plantas leñosas frente al viento y su comportamiento con respecto al mismo en las cercanías del límite del bosque y del litoral marino. Así, se podrían evitar muchos fracasos en repoblaciones forestales. Como consecuencia de subestimar el factor viento han fracasado, entre otros, los intentos de repoblación a lo largo de varios años en la cumbre del Mont Aigoual y en el col de Trépaloux en los Cevenes meridionales (1520 a 1560 m) (BR.-BL., 1915; Fig. 185). Pueden indicarse también otros muchos fracasos semejantes en los Alpes.

Acción del viento y comunidades vegetales. Cuanto más densa, cerrada y cuanto más alta crezca la cubierta vegetal, más efectiva será la resistencia de las comunidades frente a la acción de los vientos fuertes.

Las comunidades forestales y arbustivas siempre verdes proporcionan a su flora acompañante, gracias a los estratos arbustivo y arbóreo, una protección permanente frente al viento, aunque no sea absoluta, lo que es favorable esencialmente para las lianas.

La mayor acción del viento como conformador de la vegetación depende de las corrientes continuas de viento y no de los efectos catastróficos de los huracanes que rompen y arrancan las poblaciones arbóreas. Las montañas son el lugar donde este hecho se pone más de manifiesto, ya que la existencia de muchas comunidades vegetales depende totalmente de la protección frente al viento.



FIG. 186. Límite del bosque de *Quercus canariensis* (*mirbeckii*) determinado por el viento en Kroumiria, Túnez. (Foto HUECK, excurs. S.I.G.M.A.)

Condiciones extremadamente distintas se dan en lugares muy próximos entre sí y son más acusadas si el viento determina también la distribución de la nieve (figura 187).

La altura y la duración de la nieve en un punto depende mucho más del viento allí reinante que de las cantidades de nieve caídas. Los términos corrientes en los países alpinos, lugares ventosos sin nieve (Windecke), lugares protegidos receptores de nieve (Schneefang, Schneeloch, Gwächte) son ya un indicio de ello. Todos los inviernos son los mismos sobreplomados, crestas y cimas los que están bajo la acción del viento, y las mismas hondonadas y cantiles protegidos del viento los que acumulan las grandes masas de nieve. Las poblaciones arbustivas de *Rhododendron, Vaccinium, Juniperus* y también de *Betula* y *Picea* en los países boreales, junto a otras especies sensibles al viento y al frío, si llegan a vivir en los lugares expuestos al viento, señalan, con su aspecto tabular, la altura de la nieve en invierno.

La vegetación de las localidades expuestas al viento es tan distinta de la de los lugares protegidos de su acción que, incluso si el aire está en calma, pueden

deducirse las condiciones del viento en cada localidad a partir de su vegetación. Estas relaciones de dependencia se han estudiado con detalle en Laponia y en los Alpes suizos. Las asociaciones de *Parmelia lanata, Gyrophora proboscidea, Hierochloa alpina, Dryas octopetala, Diapensia lapponica* y la de *Loiseleuria procumbens* rica en líquenes, son características de lugares expuestos al viento en los países escandinavos (FRIES, 1913).

El *Loiseleurio-Cetrarietum,* visiblemente rico en líquenes, pertenece a las comunidades de arbustos enanos más resistentes al viento en los Alpes y en los Pirineos. Caracteriza los lugares ventosos que quedan pronto sin nieve y que incluso muchas veces permanecen sin nieve en pleno invierno. Se establece una



FIG. 187. A la izquierda, cresta ventosa con poca nieve, y a la derecha, una acumulación de nieve en la cresta del Montseny, cordilleras litorales catalanas, 1700 m. (Foto PRESUTTO-ABELA.)

especie de simbiosis entre los arbustos enanos y la cubierta de líquenes, ya que los líquenes protegen al arbusto enano y éste a su vez posibilita la fijación del liquen, puesto que sin él no podría concebirse la existencia de la cubierta de líquenes en los lugares ventosos. La muerte de la azalea alpina (*Loiseleuria*) lleva consigo ineludiblemente la desaparición de toda la población.

Vientos lluviosos y vientos descendentes. Frente a la acción perniciosa de los vientos intensos y fríos se encuentra la influencia de los vientos cálidos locales, como el Foehn y los vientos descendentes semejantes. Aceleran el desarrollo de la vegetación en primavera y la maduración de los frutos en otoño y posibilitan la existencia de plantas meridionales que necesitan calor en localidades con un macroclima menos favorable.

El Foehn cálido da a la vegetación de algunos valles de montaña en la vertiente norte de los Alpes una pincelada algo más meridional. Gracias a él se encuentran colonias termófilas, totalmente aisladas y características, en los

valles de Linth, Reuss y Hasli. En veinticuatro horas hace desaparecer una cubierta de nieve de varias pulgadas, alarga el tiempo de vegetación en otoño, favorece el cultivo de cereales a altitudes elevadas y el cultivo de la vid y del castaño en algunos valles de la parte septentrional de los Alpes suizos. El Chinook es un viento que se comporta de un modo semejante en el Canadá; en un corto intervalo de tiempo eleva la temperatura desde −10° a más de 20°.

El viento puede actuar como agente de formación de suelos por acumulación (formación de loes). Las colonias de especies calcícolas en la curva del Ródano en el bajo Valais deben su presencia a la formación subglacial de loes sobre las rocas silíceas pobres en cal.

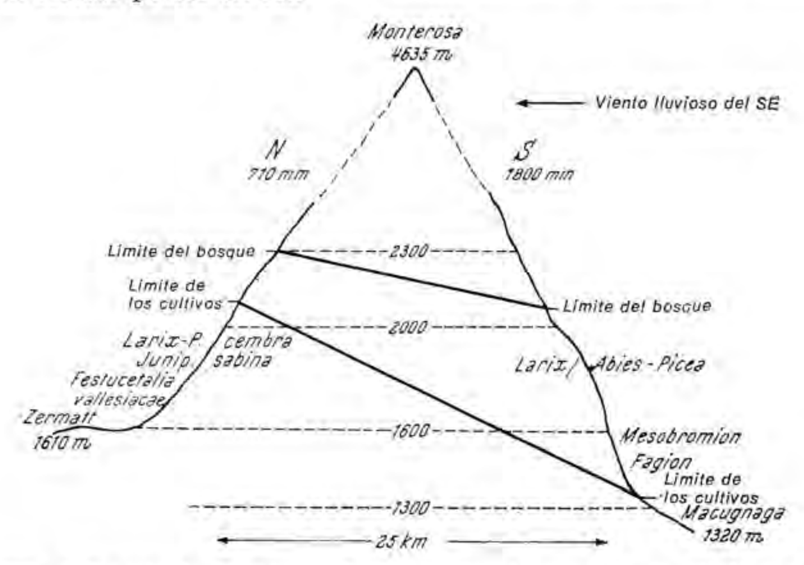


FIG. 188. Influencia de los vientos lluviosos sobre la vegetación en el Monte Rosa (según BR.-BL., 1961).

La influencia de los vientos lluviosos sobre el suministro de agua a la vegetación es especialmente importante donde haya elevaciones del terreno transversales a la dirección del viento, que son las que captan las lluvias. Bajo estas condiciones se presentan grandes contrastes en un espacio mínimo. En casi ningún otro lugar de Europa reina un contraste de vegetación más acentuado que entre la cuenca de Zermatt, con sus bosques de alerces y cembros, campos de cereales y sus pastizales xéricos del *Stipo-Poion carniolicae* en la vertiente norte, y la ladera sur cálida italiana, separada tan sólo por el Monte Rosa. Esta ladera de Macugnaga, expuesta a los vientos lluviosos del Suroeste, mantiene hayedos, huertos de patatas y praderas húmedas (véase BR.-BL., 1961) (figura 188).

Las diferencias según la exposición y la altitud, válidas en general, tal como las dibujan GIACOMINI y FENAROLI (1958, Fig. 2), se invierten aquí en una distancia algo superior a 25 km.

Diseminación por el viento. La importancia biológica de la diseminación, gracias al transporte por el viento, ha sido tratada profundamente por P. MÜLLER-SCHNEIDER (1955) y a él remitimos.

Los vientos que transportan el polen facilitan la fecundación de las plantas anemófilas y favorecen la expansión y migración de muchas plantas al incrementar el campo de diseminación de las semillas. Es frecuente que el transporte por el viento de semillas anemocoras alcance distancias de 10 a 20 km. Hemos encontrado semillas de *Picea, Pinus silvestris, Larix, Alnus viridis* y *Acer pseudoplatanus* sobre campos de nieve mucho más arriba que los últimos pies y a 10 ó 15 km de los árboles productores de semillas más próximos. En la repoblación de la isla volcánica de Krakatoa muchas semillas han tenido que recorrer de 18,5 a 40 km sobre el mar (ERNST, 1907).



FIG. 189. *Salsola kali* como estepicursor en la estepa del Ebro. (Foto TÜXEN, excurs. S.I.G.M.A.)

Las esporas de las criptógamas vasculares que se presentan en Georgia del Sur han tenido que recorrer por el aire un camino desproporcionadamente largo, ya que debían provenir de las islas Malvinas o del continente suramericano en tiempo postglacial (véase SKOTTSBERG, 1912).

En las regiones áridas, las infrutescencias o plantas enteras pueden ser transportadas a grandes distancias como estepicursores (Fig. 189). Es probable la diseminación de esporas de hongos a distancias superiores a decenas de miles de kilómetros.

La regularidad de los vientos reinantes en el momento de la maduración del fruto puede determinar en algunos lugares una tendencia de expansión y migración de las especies en la dirección del viento. CHRIST (1879, pág. 381) ha señalado este punto en sus estudios sobre inmigración de plantas alpinas raras en la región del Alpstein. En el sur de Francia la diseminación de las semillas de los pinos carrascos aislados se va principalmente en la dirección del viento dominante (mistral) y es en tal dirección que las semillas se alejan a mayor distancia del árbol que las ha producido.

Mediante la dispersión de partículas del suelo que contienen nitrógeno, los vientos pueden favorecer la existencia de comunidades vegetales nitrófilas, o

bien determinarla directamente, tal como sucede en las comunidades epifíticas de líquenes. TAMM y TROEDSSON (1955) han podido demostrar hasta qué punto los componentes solubles (Ca, K, Na, P) arrastrados por el viento actúan modificando el hábitat, especialmente cerca de las carreteras.

Medida del viento. Las curvas de G. HOLLMANN (según GEIGER, l. c.) aportan información sobre el aumento de la velocidad del viento con el aumento de la altura sobre el suelo. Con el aumento hacia arriba de la circulación del viento se incrementa también naturalmente la evaporación.

Las medidas comparativas en terreno libre y en una población vegetal muestran la fuerte disminución de la intensidad del viento en el interior del bosque (RUBNER, 1953).

La fuerza del viento en metros por segundo se mide con anemómetros de los más diversos tipos. Para observaciones en el campo existen pequeños instrumentos transportables o incluso anemómetros de bolsillo comercializados [1]. ESKUCHE (1957) obtuvo unas medidas sorprendentemente precisas con el anemómetro de bolsillo de la cruz de cucharas. Para estimar la fuerza del viento se utiliza la escala de doce valores de BEAUFORT, en la que 1 indica un viento casi inapreciable (de 1 a 2 m/s) y 12 un viento huracanado (más de 29 m/s).

Las diferencias en la fuerza del viento con la altura desaparecen cuando reina un temporal, ya que éste afecta también a la capa de aire cercana al suelo.

5. Regiones climáticas

Los esfuerzos por delimitar regiones macroclimáticas homogéneas han conducido a una serie de fórmulas con una base más o menos satisfactoria. Los valores obtenidos son función de un número de variables, cada una de las cuales es proporcional a la intensidad de uno de los factores climáticos más importantes.

Combinación de precipitación y temperatura. A. DE CANDOLLE (1855) intentó ya una combinación de las condiciones térmicas y de humedad en su división fitogeográfica de la Tierra en la región de los hidromegatermos, xerófitos, mesotermos, microtermos y hequistotermos.

Los climogramas de WALTER, reunidos en el Atlas mundial de climogramas de WALTER y LIETH (1960) aportan una clara representación de las combinaciones de factores que caracterizan los macroclimas.

Muchos investigadores han elaborado fórmulas climáticas.

En DE PHILIPPIS (1937) y CURÉ (1945, 1950) se pueden encontrar revisiones completas y comentarios críticos.

Parece como si ninguna de estas fórmulas pueda tener una aplicación universal, aunque algunas dan en ciertas zonas una buena concordancia entre los valores calculados y la distribución real de la vegetación.

HESSELMAN (1932) utiliza el índice de aridez (o humedad) de DE MARTONNE, que da unos resultados semejantes al factor de lluvia de LANG.

$$\left(i = \frac{P = \text{precipitación anual en mm}}{T = \text{temperatura media anual} + 10} \right).$$

[1] El anemómetro de bolsillo de Haag-Streit, Berna, da buenos resultados en las medidas comparativas.

Su aplicación condujo a la siguiente ordenación de las regiones climáticas en Suecia:

Subárida (índice de humedad 30), Öland, partes de Gotland y una franja costera estrecha, regiones con podsolización nula o débil y con reliquias esteparias.

Continental (índice de humedad de 30 a 34), sureste de Suecia, acumulación de plantas continentales.

Región de transición (índice de humedad de 35 a 39).

Subhúmeda (índice de humedad de 40 a 49) en el suroeste con irradiaciones subatlánticas y landas de *Calluna;* en Suecia central y septentrional, bosques de coníferas con una podsolización acentuada.

Húmeda (de 50 a 59) en localidades altas de las regiones subhúmedas, gran formación de humus crudo.

Superhúmeda (más de 60), suroeste de Suecia, con landas de *Calluna* y suelos turbosos solígenas, altas montañas con solifluxión y turberas de ladera.

EMBERGER (1930) ha introducido en la región mediterránea el cociente pluviotérmico con la siguiente fórmula climática:

$$Q = 100 \cdot \frac{P}{2\left[\frac{(M+m)}{2} \cdot (M-m)\right]}$$

Donde P corresponde a la precipitación anual en milímetros, M a la media de las máximas del mes más cálido, m la media de las mínimas del mes más frío.

EMBERGER subraya que su fórmula climática debe utilizarse en el marco de regiones de vegetación determinadas que sean climática y fitogeográficamente bastante homogéneas.

Según la fórmula, distingue en la región mediterránea cinco tipos principales de clima o cinturas bioclimáticas: árido, semiárido, subhúmedo, húmedo y de alta montaña. El tipo mediterráneo de alta montaña se manifiesta principalmente en la Sierra Nevada y en el Gran Atlas.

DUCHAUFOUR (1948) ha representado gráficamente las curvas de igual cociente pluviométrico en el oeste de Francia. Su recorrido indica del modo más sencillo y exacto la influencia climática sobre la podsolización.

El índice de evaporación calculado por SZYMKIEWICZ (1938) según la fórmula siguiente parece más complicado:

$$i = (p^1 - p) \cdot \frac{273+t}{273} \cdot \frac{760}{p-p^1}$$

En esta fórmula, p representa la presión media (mm), t la media de las temperaturas máximas, p la tensión de vapor en milímetros durante el máximo diario de temperatura y p^1 la tensión de saturación de vapor a la temperatura t.

El coeficiente de humedad calculado a través del índice de evaporación (suma anual de las precipitaciones dividido por la suma de las máximas mensuales del índice de evaporación) coincide bastante bien con algunas distribuciones.

Así, los pastizales xéricos de la alianza del *Xerobromion* en Gran Bretaña van muy unidos a regiones con coeficientes de humedad bajos (de 9 a 14) y las reliquias ibero-hibérnicas a regiones con coeficientes muy altos (de 20 a 40).

El límite septentrional del grupo de especies meridionales denominadas por PRÄGER «inglesas» coincide bastante bien con la curva de los coeficientes inferiores de humedad (Fig. 191).

THORNTHWAITE (1948) propone una clasificación de los climas según las pérdidas potenciales de agua de la vegetación (evapotranspiración). No se consideran las pérdidas efectivas por transpiración, sino la pérdida de agua en caso de suministro óptimo de agua. Sin embargo, el cálculo de esta transpiración potencial es extremadamente complicado, y el resultado obtenido es, por lo pronto y como cabía suponer, aproximado.



FIG. 190. Regiones climáticas de Suecia (según HESSELMAN).

En principio, con todas estas fórmulas, sólo puede tratarse de que concuerden lo mejor posible con la disposición general de la vegetación en grandes espacios. Resulta dudoso que una misma fórmula sea válida para toda la Tierra.

Cuanto mejor coincida una fórmula con la distribución real de la vegetación y cuanto más extensa sea el área de su validez, tanto mejor será como criterio de control.

El mejor criterio real y natural para la delimitación de las grandes unidades bioclimáticas y el mejor método para su representación gráfica son, sin duda, las propias comunidades vegetales. Los valores calculados de los tipos climáticos han de coincidir con los grandes complejos de vegetación.

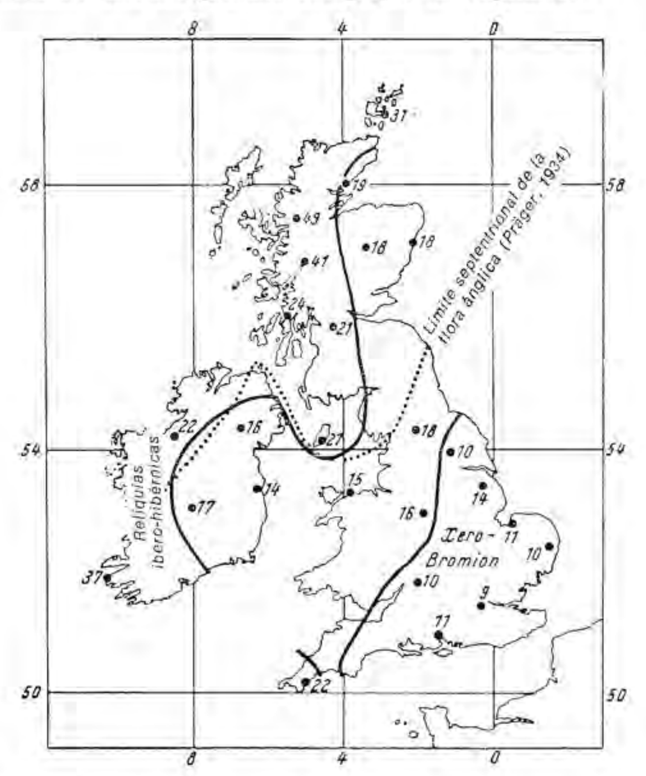


FIG. 191. Coeficientes de humedad en Gran Bretaña (según SZYMKIEWICZ).

Principales tipos de clima de la Tierra. Los siguientes doce tipos climáticos principales propuestos por SCHMITHÜSEN (1961) responden a esta condición (sin considerar los climas de altitud):

1. Clima lluvioso tropical siempre húmedo, clima ecuatorial, uniformemente cálido (Amazonas, Indonesia, Africa occidental).
2. Clima lluvioso tropical periódicamente seco (Bombay).
3. Clima seco tropical periódicamente húmedo (India, Asia oriental).
4. Clima desértico tropical-subtropical (Sahara).
5. Clima seco subtropical periódicamente húmedo (Europa meridional mediterránea y Africa septentrional).
6. Clima lluvioso subtropical (Canarias, Florida, sur del Japón).
7. Clima desértico cálido templado (Asia central).

8. Clima semidesértico, con escasas lluvias periódicas (Africa al sur del Sahara, desde el sur de Marruecos hasta Somalia, Karroo, Arizona, Afganistán [VOLK]).
9. Clima estepario periódicamente húmedo (Great Plains EE. UU., Rusia meridional).
10. Clima oceánico templado con lluvias en todas las épocas (Norte de la península Ibérica, Francia occidental, Gran Bretaña).
11. Clima lluvioso templado continental (Europa media).
12. Clima subártico y ártico, oceánico o continental (Norte del Canadá, Alaska, Groenlandia, Spitzberg).

El tratamiento fitosociológico comparativo de las distintas regiones climáticas anteriores cae dentro del campo de la Fitogeografía.

B) Factores edáficos [1]

Desde que se practica la agricultura el hombre ha tenido que aprender que entre las plantas y el suelo se establecen unas relaciones, que la misma planta no crece igualmente bien en diferentes suelos, que los distintos suelos no son igualmente apropiados para todas las plantas. La base de todas estas experiencias es el suelo en conjunto, aunque quedaron algunas relaciones particulares sin aclarar. Así, el regadío y los abonos pertenecen a las prácticas agrícolas más antiguas.

Los fitogeógrafos del siglo XIX intentaron aclarar las relaciones entre la vegetación y el suelo. A. P. DE CANDOLLE (1838) atribuía la presencia y distribución de las plantas a la existencia o ausencia de materia orgánica en el suelo. UNGER (1836) veía la causa sobre todo en la química del suelo y diferenció plantas calcícolas, argilícolas y silicícolas. Reconoció también la existencia de distintos grados de preferencia de las plantas por los suelos calizos o silíceos, lo que le condujo a la diferenciación de plantas exclusivas, preferentes e indiferentes en relación con el suelo. Por el contrario, THURMANN (1849) consideraba decisivas las características físicas del suelo; diferencia suelos pélicos (arcillosos) y psámicos (arenosos).

Los fitogeógrafos estuvieron durante decenios sosteniendo uno u otro de los puntos de vista y se llegó a interminables discusiones sobre hechos ya entonces conocidos.

GOLA (1910) introdujo en la Geobotánica un criterio totalmente nuevo. Según su punto de vista, la presión osmótica de la solución del suelo, con la que entra en contacto el sistema radical, es decisiva en las relaciones entre las plantas y el suelo.

En los suelos con soluciones salinas diluidas, las particularidades dependen principalmente de los coloides del suelo; son los suelos geloides. Por el contrario, en los suelos con disoluciones muy concentradas de sales son éstas las de mayor importancia; son los suelos haloides. GOLA distingue, según esto, especies pergelícolas, gelícolas, halícolas y perhalícolas.

---

1 Por R. BACH y J. BRAUN-BLANQUET. La parte de Edafología de este capítulo ha sido redactada por el Dr. R. BACH, profesor de Edafología en la Eidgenössische Technische Hochschule de Zürich.

Con el progreso de las investigaciones resultó superflua la discusión de las teorías físicas y químicas del suelo, al igual que quedó superada la teoría osmótica. Ha aportado mucho a ello la Edafología, que se ha desarrollado en los últimos cien años como una ciencia independiente.

La Edafología se enfrenta a los siguientes problemas principales, que son también importantes para los fitosociólogos:

¿Cuáles son los distintos componentes del suelo?

¿Cuál es la granulación de los componentes minerales?

¿Cuál es la estructura del suelo, esto es, cuál es la disposición de los componentes del suelo?

¿Qué procesos intervienen en la formación del suelo?

¿Qué factores participan en la formación del suelo?

¿Cómo deben clasificarse sistemáticamente los suelos?

1. Componentes del suelo

a) Componentes minerales del suelo

Los materiales minerales de los que se compone el suelo proceden en parte de la roca madre y en parte se constituyen durante la formación del suelo. Por ello en el suelo se encuentran fragmentos de todos los tipos de rocas, desde eruptivas a sedimentarias y metamórficas. Las rocas se descomponen en minerales aislados durante la meteorización y éstos están sometidos a transformaciones químicas específicas en las que aparecen también nuevos minerales.

Tabla 20. *Lista de los minerales constituyentes de rocas y suelos*

1. *Elementos*		5. *Sulfuros*	
C	Grafito	SFe	Pirrotina
		S_2Fe	Pirita
2. *Halogenuros*		S_2FeCu	Calcopirita
$ClNa$	Sal gema		
ClK	Silvina	6. *Sulfatos*	
$ClK \cdot Cl_2Mg \cdot 6H_2O$	Carnalita	SO_4Ca	Anhidrita
F_2Ca	Fluorita	$SO_4Ca \cdot 2H_2O$	Yeso
3. *Oxidos*		7. *Nitratos*	
SiO_2	Cuarzo	NO_3Na	Nitratina
TiO_2	Rutilo		
Al_2O_3	Corindón	8. *Fosfatos*	
Fe_2O_3	Hematites	$(PO_4)_3Ca_5(Cl, F, OH)$	Apatito, fosforita
$FeTiO_3$	Ilmenita		
Fe_3O_4	Magnetita	9. *Carbonatos*	
4. *Hidróxidos*		CO_3Ca	Calcita, aragonito
$SiO_2 \cdot nH_2O$	Opalo, pedernal, ágata	CO_3Mg	Magnesita
$Fe(OH)_3$	Limonita	$(CO_3)_2CaMg$	Dolomita
$FeOOH \cdot nH_2O$	Goetita, lepidocrita	CO_3Fe	Siderita
$Mg(OH)_2$	Brucita		
$Al(OH)_3$	Hidrargilita	10. *Silicatos*	
$AlOOH$	Diáspora	Véase tabla 21	

En la tabla 20 se relacionan algunos minerales constituyentes de rocas y suelos (véanse GOLDSCHMIDT, 1954; WINOGRADOW, 1954; NIGGLI, 1949; BRAGG, 1937).

Silicatos. (Véanse ILER, 1955; MARSHALL, 1949.) Los silicatos son los que se encuentran en mayor proporción. El sillar elemental de todos los silicatos es el tetraedro de SiO_4 con el Si en el centro y los 4 O en los vértices del tetraedro. Los tetraedros pueden unirse, teniendo entonces un vértice común. Según el grado de unión de los tetraedros, se distinguen distintos tipos de silicatos (tabla 21). Algunos Si de los tetraedros pueden sustituirse por Al (aluminosilicatos). Fe y Mg se unen en los silicatos en octaedros y a veces también el Al (silicatos alumínicos). Na, K y Ca se fijan normalmente en los huecos mayores.

TABLA 21. *Tipos de silicatos* (véase NIGGLI, 1949)

1. *Ortosilicatos* = Silicatos del tipo olivino
   Todos los tetraedros de SiO_4 estn aislados; ningún vértice común.
   Mg, Fe: olivinos; Al, Mg, Fe, Mn: granates sin cal; Al, Fe, Ca: granates cálcicos; Al: silimanita; Ti, Ca: titanita; Zr: zircón.
2. *Silicatos en cadenas* = Metasilicatos = Silicatos del tipo de la augita (piroxenos)
   Cada tetraedro tiene un vértice en común con otros dos. Cadena unidad: $Si_2O_6{}^{4-}$.
   Mg, Fe: ortoaugita; Al, Mg, Fe, Ca: augita común; Fe, Na: egirina; Ca: wollastonita.
3. *Silicatos de cadena doble* = Silicatos del tipo de la hornblenda (anfíboles)
   Cada dos cadenas de tetraedros están unidas en una cinta. Unidad de cinta: $Si_4O_{11}{}^{6-}$.
   Al, Mg, Fe, Ti, Ca, Na, K, OH: hornblendas; Al, Mg, Fe, Ca, OH: actínota.
4. *Silicatos en planos* = Silicatos del tipo de las micas
   Cada tetraedro tiene tres vértices en común, cada uno con otro tetraedro distinto; los tetraedros forman un plano. Unidad de plano: $Si_4O_{10}{}^{4-}$.
5. *Silicatos tridimensionales* = Silicatos del tipo del cuarzo y del feldespato
   Cada tetraedro tiene los cuatro vértices en común con otros tantos tetraedros. Unidad espacial: SiO_2 = cuarzo. En los feldespatos y sus representantes, el Si está sustituido en parte por el Al. Feldespato-K = ortoclasa; feldespato-Na = albita; feldespato-Ca = = anortita; feldespatos-Ca, Na = plagioclasas; representantes de feldespatos-K, Na (pobres en ácido silícico): leucita, nefelina; zeolita: redes espaciales con grandes espacios.

Minerales de la arcilla. *Los minerales de la arcilla* constituyen un grupo especial dentro de los silicatos (véanse MARSHALL, 1949; GIESEKING, 1949; GRIM, 1953; JASMUND, 1955; RICH y THOMAS, 1961).

Están formados por capas de tetraedros de ácido silícico (véanse silicatos estratificados o del tipo de la mica) y capas de octaedros de hidróxidos metálicos. Una o dos capas de tetraedros pueden perder agua y formar un paquete laminar con una capa octaédrica. Muchos paquetes laminares o planos están superpuestos y forman en conjunto una sola plaquita de arcilla. Los paquetes o capas pueden estar algo desplazados y la distancia entre ellos puede ser constante o variable. Los cationes centrales de los tetraedros y octaedros pueden sustituirse isomórficamente por otros cationes en igual número de coordinación y aproximadamente el mismo tamaño; en los tetraedros, Si^{4+} por Al^{3+}; en los octaedros, por ejemplo, Al^{3+} por Mg^{2+}, Fe^{3+}, Cr^{3+}, etc. En las redes de los minerales de la arcilla se encuentran frecuentemente irregularidades y espacios vacíos.

TABLA 22. *Minerales de la arcilla y silicatos semejantes*

Componentes

Lámina de tetraedros Si_4O_{10} = lámina T
Lámina de octaedros $M_{4,6}(OH)_{12}$ = lámina O (M = metal)
$Al_4(OH)_{12}$ = lámina de hidrargilita; $Mg_6(OH)_{12}$ = lámina de brucita

1. *Minerales en paquetes de planos TO*

Poca sustitución isomórfica → red prácticamente sin carga. Distancia pequeña y constante entre los paquetes de láminas → red no hidratable e inaccesible en su interior.

Al: Caolinitas (forma de hojas); haloisita (forma de tubos);
Mg: Serpentinas (antigorita = forma de hojas; crisotilo = fibroso).

2. *Minerales en paquetes de láminas TOT*

a) Sin sustitución isomórfica → red sin carga. Distancia entre los paquetes de láminas pequeña y constante → red no hinchable e inaccesible en su interior.

Al: Pirofilita; Mg: talco; ambos foliáceos.

b) Con sustitución isomórfica importante → red cargada negativamente.

α) Sustitución muy regular.
Sólo K^+ como catión contrario entre los paquetes de láminas. Distancia entre los paquetes de láminas pequeña y constante → red no hinchable, inaccesible en su interior. Sin agua.
Micas. Al, K: moscovita, sericita; Al, Mg, Fe, K: biotita. Todos foliáceos.

β) Sustitución poco regular.
Cationes contrarios entre las láminas variables. Distancia entre los paquetes de láminas, una o dos capas de agua.
Vermiculita, hojas delgadas hasta montones vermiformes superpuestos.

γ) Sustitución poco regular.
Cationes contrarios entre los paquetes de láminas K^+ y otros. Distancia pequeña y constante entre los paquetes de láminas → red no hinchable y difícilmente accesible en su interior. Considerable contenido en agua.
Ilita, foliosa.

δ) Sustitución irregular.
Cationes contrarios entre los paquetes de láminas variables. Distancia variable entre los paquetes de láminas → red hidratable, accesible en su interior. Contenido en agua alto y variable.
Montmorillonita, hojas finas, mal delimitada, irregulares (nontronita en forma de bastón).

3. *Minerales con paquetes de láminas TOT y O alternantes*

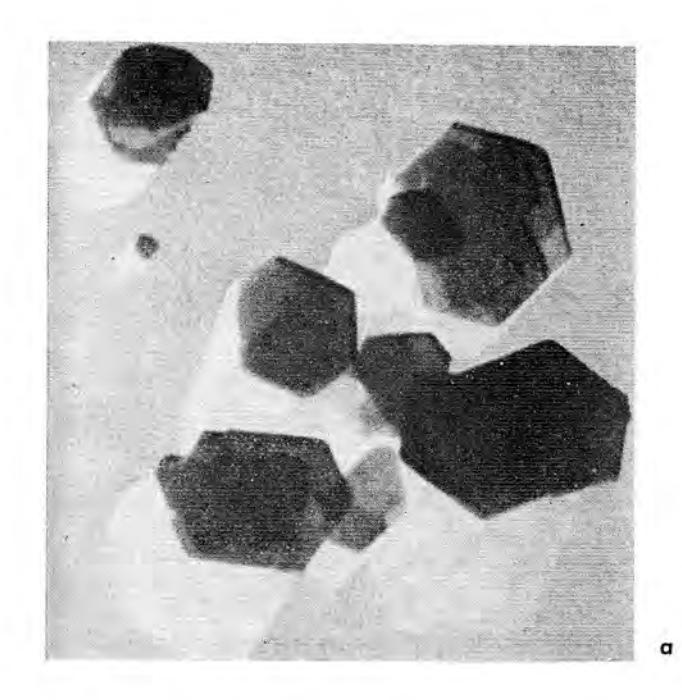
Sustitución isomórfica dentro del paquete de láminas neutralizado → red sin carga. Distancia variable → red hinchable.

Clorita, en pequeñas escamas.

4. *Minerales con planos T y bandas O*

Sustitución isomórfica principalmente en la lámina O → red cargada negativamente. Cationes contrarios variables. Red espacial con tubos de tamaño definido → red no hinchable, pero accesible en su interior.

Atapulgita, fibrosa.



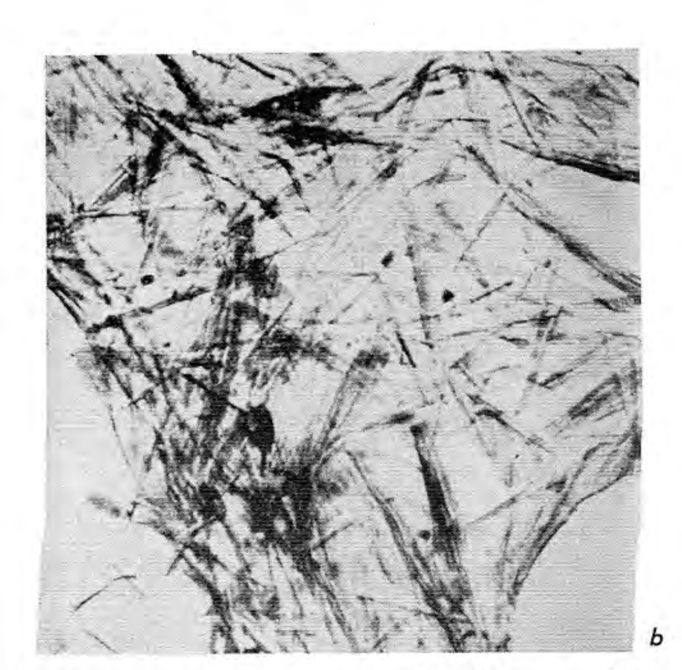


FIG. 192*a* y *b*. Fotos de arcillas al microscopio electrónico. *a*, caolinita; *b*, atapulgita Aumento aproximado, 10 000. (Foto MÜLLER y KEIM.)

De estas características resulta un gran número de minerales de arcilla diferentes; algunos de los más importantes están indicados en la tabla 22.

Los minerales de la arcilla se cuentan por diversos motivos entre los minerales más importantes del suelo. Los silicatos primarios se transforman en muchos suelos en minerales de la arcilla debido a la meteorización. Las arcillas no forman nunca grandes cristales; generalmente son inferiores a 2 μ (0,002 mm). Tienen forma de placas, bastoncillos o tubos (Fig. 192). Debido a su forma y a que son delgadas, poseen una superficie específica enorme. Gracias a su estructura poseen un gran número de grupos activos. Los minerales de la arcilla influyen por ello en gran manera sobre la economía iónica, la estructura y los balances del agua, aire y calor, la consistencia y directamente también sobre la formación de humus en el suelo. Sin embargo, sus efectos son diferentes según el tipo de arcilla.

b) Componentes orgánicos del suelo [1]

Humus total. En él se cuentan todos los componentes orgánicos del suelo, incluyendo los organismos vivos (microorganismos, pelos radicales), que son tan pequeños que prácticamente no se pueden separar del suelo. Los organismos muertos, cualquiera que sea su tamaño, pertenecen en todo caso a la materia orgánica del suelo.

División de la materia orgánica. Se denominan *sustancias humínicas* o humina los compuestos orgánicos típicos del suelo, y los otros, *sustancias no humínicas.*

No ha de extrañarnos que prácticamente todos los compuestos que se encuentran en el suelo se presenten también en los seres vivos, puesto que la materia orgánica del suelo procede originariamente de los seres vivos y éstos se descomponen y transforman lentamente (véanse Deuel, 1958, y Scheffer y Ulrich, 1959).

Se saben aún pocas cosas seguras acerca de la constitución de las sustancias humínicas. Actualmente predomina la opinión de que se trata de distintos tipos de polímeros, en parte compuestos aromáticos polifuncionales con diferentes grados de polimerización. Convencionalmente se divide las sustancias humínicas en:

Acidos fúlvicos: solubles en ácidos y álcalis.
Acidos humínicos: solubles en álcalis, pero insolubles en ácidos.

Caracterización general de la materia orgánica. De un modo general puede caracterizarse la materia orgánica del suelo del siguiente modo. Es una mezcla amorfa de compuestos muy diversos que participan de un modo no estequiométrico:

de peso molecular pequeño hasta muy alto,
de esféricos a filamentosos,
inertes o de mono a polifuncionales.

---

1 Revisiones bibliográficas de: Scheffer y Ulrich, 1959; Kononowa, 1958; Broadbent, 1953; Waksman, 1936.

En la materia orgánica se encuentran, entre otros, los siguientes *grupos funcionales:*

$>C{=}C<$	Enlaces dobles, alifáticos, aromáticos y eventualmente conjugados;
$\geqslant C{-}OH$	Grupos carbinólicos, alcohólicos, fenólicos, enólicos;
$>C{=}O$	Grupos carbonílicos, aldehído, cetona, quinona;
$-COOH$	Grupos carboxilo;
$-NH_2$	Grupos amino.

Grupos y compuestos con acción fisiológica específica (factores de crecimiento e inhibidores, antibióticos).

La materia orgánica del suelo puede por ello realizar las *reacciones* más diversas:

Reacciones de valencia secundaria: adsorción.
Reacciones iónicas: intercambio iónico.
Transporte de protones: reacciones de acidificación.
Formación de complejos y de quelatos.
Transporte de electrones: procesos redox.
Condensaciones, polimerizaciones.

Por ello, la materia orgánica influye sobre:

la formación del suelo: meteorización, acumulaciones, estructuración;
las características del suelo: economía iónica, hídrica, térmica y del aire, consistencia, etc.

La materia orgánica supera a los minerales de la arcilla en superficie específica y en el número de los grupos funcionales. Es por ello de importancia máxima para el suelo y las plantas, a pesar de que su porcentaje con respecto al total del suelo sea pequeño.

2. Granulación del suelo [1]

Por granulación se entiende la proporción en peso en que participan en el suelo las distintas fracciones de partículas minerales de diámetro determinado.

La Sociedad Internacional de Edafología ha aceptado la propuesta de ATTERBERG (1912) de clasificar las fracciones según los diámetros indicados en la tabla 23.

Junto a esta clasificación existen otras muchas que en parte están reconocidas oficialmente en algunos países. Las perspectivas de una unificación van siendo cada vez más difíciles, porque en algunos países se dispone ya de un enorme material numérico que después de una unificación ya no sería inmediatamente utilizable para comparaciones.

Unicamente la diferenciación entre *esqueleto del suelo* y *tierra fina,* con límite en un diámetro de 2 mm, se ha abierto paso prácticamente en todas partes.

---

[1] Revisiones bibliográficas: DI GLERIA y colaboradores, 1962; BAVER, 1956; WIEGNER y PALLMANN, 1938.

Tabla 23. *Clasificación de las fracciones granulométricas según* Atterberg

Designación	Diámetro de los granos en mm
Pedruscos	> 200
Grava	20 — 200
Gravilla	2 — 20
Arena gruesa	0,2 — 2
Arena fina	0,02 — 0,2
Limo	0,002 — 0,02
Arcilla	< 0,002

La mayoría de los suelos consta de una mezcla de varias fracciones. Para las mezclas existen también distintas clasificaciones y denominaciones, como, por ejemplo, limo arcilloso. Los suelos con un elevado contenido en arcilla se acostumbran a denominar limosos: limo arenoso, arcilla limosa, etc. (véase, por ejemplo, *Soil Survey Manual*, 1951, o Frei, 1953).

Para una comprensión a nivel internacional es imprescindible indicar en todas las publicaciones los datos cuantitativos, así como la delimitación de las fracciones y el porcentaje de cada una de ellas.

Determinación de las fracciones. Para determinar las fracciones hay que disgregar primero el suelo en partículas aisladas, esto es, dispersarlo. Se entiende por partícula a aquellos gránulos que no pueden subdividirse más por los métodos habituales de dispersión.

La disgregación mecánica no es suficiente en general. Materiales adherentes, como cal, humus y eventualmente hidróxidos u óxidos férricos deben eliminarse por procedimientos químicos. Las partículas de arcilla que coagulan en los suelos grumosos, o sea aglomerados, pueden dispersarse de los acomplejantes mediante sales de Li o Na. Estos intercambian los iones polivalentes coagulantes de la estructura intercambiadora de las partículas de arcilla por iones alcalinos dispersantes. Del mismo modo, una reacción alcalina eleva la dispersión.

Las fracciones groseras, esto es, el esqueleto, la arena gruesa y la arena fina, se separan en un tamiz. Las fracciones más finas se fraccionan en base a su distinta velocidad de sedimentación en el agua (ley de Stokes). De los muchos métodos (véase Baver, 1956) se utiliza generalmente para análisis finos el método de la pipeta y para análisis en serie el método del areómetro. Para las fracciones muy finas se necesitan centrífugas.

Los diagramas triangulares son usuales en la representación del fraccionamiento. Sin embargo, con ellos sólo pueden considerarse tres fracciones, mientras que generalmente en el análisis se obtienen más. Por ello, en muchos casos no sirven los diagramas triangulares.

En las curvas de distribución y sumación de las fracciones pueden representarse tantas fracciones como convenga. Acostumbra a colocarse el tamaño de las partículas en escala logarítmica en el eje de abscisas (Fig. 193).

Importancia de la granulación. La granulación del suelo influye generalmente sobre la vegetación de un modo indirecto. Así, el volumen total de un suelo

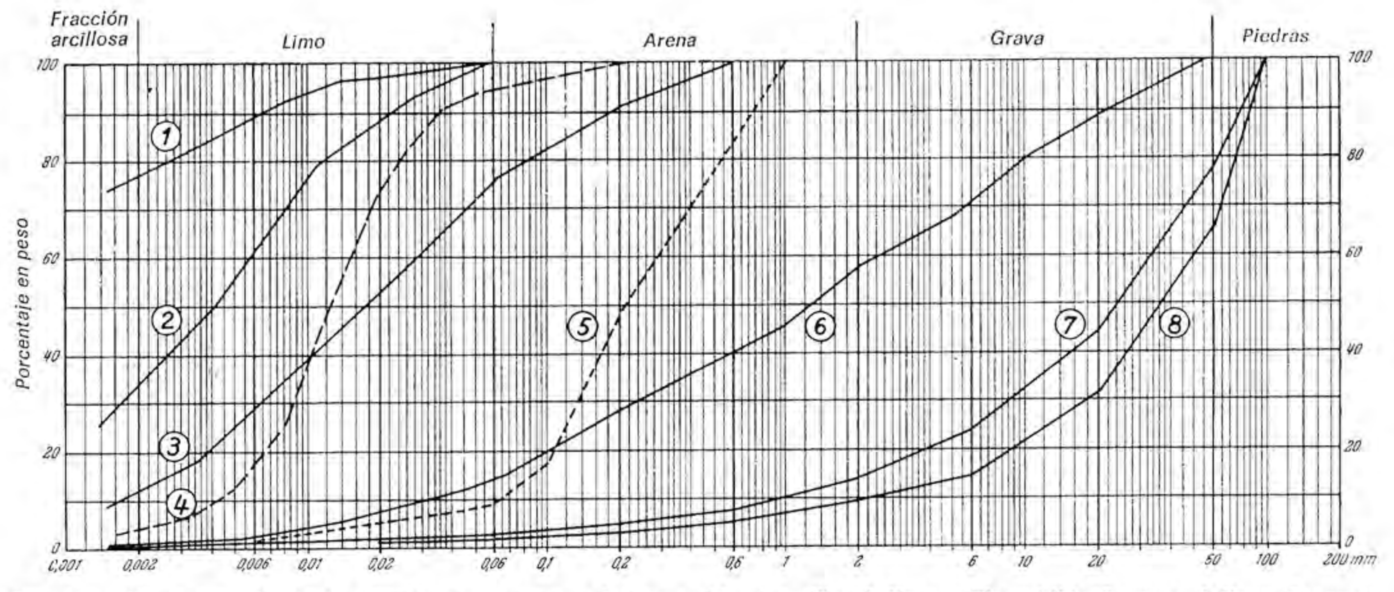


FIG. 193. Representación de la granulación en curvas de integración. *1*, arcilla; *2*, limo arcilloso (silt); *3*, creta; *4*, limo; *5*, arena; *6*, morrena; *7* y *8*, grava.

poblado por vegetación será menos aprovechado cuanto más grosera sea su granulación. El esqueleto del suelo provoca una disminución del volumen útil para las raíces.

La *superficie específica* de las partículas del suelo es de una importancia decisiva en la mayoría de los casos. Esta se refiere al peso o al volumen y es inversamente proporcional al diámetro de las partículas. Así, al ir disminuyendo el tamaño de las partes en que se divide un cubo de 1 cm^3 de volumen, irá aumentando su superficie específica (tabla 24).

TABLA 24. *Superficie específica de* 1 cm^3, *dividido en cubos de distinto volumen*

Arista del cubo $a = cm$	Número de cubos por 1 cm^3 $n = a^{-3}$	Superficie específica $0 = n \cdot 6a^2$ cm^2 $= 6 \cdot a^{-1}$ cm^2
1	1	6 cm^2
10^{-1} cm=1 mm	10^3	60 cm^2
10^{-4} cm=1 μ	10^{12}	60 000 cm^2

Cuanto mayor sea la superficie de las partículas, mayor será su *capacidad de intercambio iónico* y su *capacidad de sorción* del agua y de anelectrólitos. Al aumentar la superficie, lo hacen también las posibilidades de interacción entre las partículas del suelo, la consistencia y la grumosidad del suelo aumentan. Por último, la meteorización química es tanto más activa cuanto mayor sea la superficie en que las partículas minerales pueden ser atacadas.

Cuanto menores sean las partículas de un suelo, más finos serán los poros entre ellas, mayor la capacidad hídrica y mayor la fijación del agua. En cambio, serán menores la permeabilidad y la aireación.

Como consecuencia de su alta consistencia, los suelos de grano fino son más difíciles de trabajar y por eso muchas veces se les llama suelos pesados. Debido a su elevado contenido en agua, necesitan para calentarse significativamente más calorías; se calientan, pues, más lentamente, y por ello se llaman muchas veces suelos fríos. Con el concepto de «suelo ligero» va unida la idea de un suelo cálido, seco y pobre en nutrientes.

Granulación del suelo y vegetación. La importancia de la granulación del suelo para la vegetación se reconoció ya tempranamente y THURMANN (1849) la puso ya de relieve en su clasificación de los suelos y las plantas (véase página 304). En la tabla 25 se dan algunas relaciones entre la granulación del suelo y la vegetación.

Los suelos de las comunidades iniciales de los pedregales calcáreos (*Thlaspietalia*) tienen partículas extraordinariamente gruesas, también son groseros los suelos de los pastizales xéricos del *Bromion*, que especialmente en la parte meridional de la Europa media ocupan a menudo el lugar de bosques destruidos del *Quercion pubescenti-petraeae*. Este es también el motivo por el que la granulación del pastizal secundario del *Bromion* sea tan próxima a la del *Quercion pubescenti-petraeae*. La menor proporción de polvo y arcilla en el *Xerobromion* se debe al lavado por la lluvia.

Los suelos de los pastizales xéricos mediterráneos tienen una granulación muy distinta a la de los correspondientes de la Europa media. En cambio, la

TABLA 25. *Granulación del estrato superficial del suelo (rizosfera de las hierbas) en comunidades de distintos órdenes en Europa media y meridional* (según BR.-BL., BHARUCHA, GUINOCHET, PAWLOWSKI, QUANTIN, SOROCEANU)

Tamaño de las partículas	Número de los representantes estudiados	Superior a 20 mm	20 a 2 mm	2 a 0,2 mm	0,2 a 0,02 mm	Inferior a 0,02 mm
Thlaspietalia (Pedregales calcáreos)						
Erysimo-Kentranthetum (Jura meridional)	9	43,2	36,5	8,3	7,1	4,8
Berardietum lanuginosae (Alpes del SW.)	Medio	84,0	4,2	5,3	2,8	3,7
Brometalia erecti (Pastizales xéricos del Jura meridional)						
Xerobrometum	10	28,3	32,6	14,0	14,0	10,5
Mesobrometum	6	24,3	32,5	19,4	13,5	10,3
Thero-Brachypodietalia (Pastizales xéricos de la región mediterránea)						
Brachypodietum ramosi	3	1,8	0,7	15,3	48,2	34,0
Brachypodietum phoenicoidis	6	—	3,2	9,7	52,6	33,0
Rosmarinetalia						
Deschampsietum mediae (Pastizales temporalmente higrófilos sobre suelos cálcicos margosos en Montpellier)			1,0	10,0	39,0	50,0
Salicornietalia (Vegetación halófila junto al Mediterráneo)						
Arthrocnemetum				0,5	34,5	65,0
Salicornietum fruticosae				2,5	26,0	71,5
Salicornietum herbaceae				4,5	25,0	70,5
Salicetalia herbaceae (Ventisqueros de los Alpes)						
Salicetum herbaceae (humus, 19%) ...		4,5	6,0	24,0	29,5	18,0
Polytrichetum sexangularis (humus, 30%)		9,0	10,0	16,0	22,0	14,0
Quercetalia pubescenti-petraeae (Jura meridional)						
Querco-Buxetum	7	17,2	31,9	15,6	18,2	16,9
Querco-Lithospermetum	8	18,6	25,2	14,9	21,2	19,8
Quercetalia ilicis						
Quercetum ilicis galloprovinciale (Languedoc)	6	2,3	6,4	19,8	38,7	32,8

granulación en el *Brachypodietum ramosi* y en el *Brachypodietum phoenicoidis* es semejante, pues predomina la fracción pulverulenta. Aquí entra en juego la formación del suelo determinada por el clima, ya que ambas asociaciones, pero sobre todo el *Brachypodietum ramosi,* son estados de degradación del bosque climácico. Una comparación con el suelo del *Quercetum ilicis* muestra la semejanza en la granulación del suelo de las comunidades correspondientes.

El suelo del *Deschampsietum mediae* es muy rico en partículas finas y, por tanto, muy poco aireado; sus condiciones ecológicas fueron descritas por BRAUN-BLANQUET y PAWLOWSKI (1931).

Los suelos fangosos de las lagunas litorales del Mediterráneo tienen un contenido máximo en arcilla; en ellos las partículas groseras faltan por completo. Estos suelos compactos son también muy pobres allí donde disminuye el contenido en sales. Sin embargo, el número de especies aumenta rápidamente en cuanto el suelo se mezcla con partículas más gruesas (enriquecimiento en restos de moluscos, restos vegetales en putrefacción, arena de dunas, etc.). Las raíces de las plantas de estos suelos poco aireados son siempre muy superficiales y como máximo alcanzan entre 5 y 10 cm.

TABLA 26. *Granulación del suelo en un perfil autóctono de tierra roja en Montpellier*

Tamaño del grano	Grava (superior a 20 mm)	Gravilla (20 a 2 mm)	Arena gruesa (2 a 0,2 mm)	Arena fina (0,2 a 0,02 mm)	Arcilla (inferior a 0,02 mm)
	%	%	%	%	%
trA_1 (5 cm) (rizosfera de las hierbas)	6,5	3,5	*25,7*	33,1	31,2
trB_1 (100 cm) (rizosfera de los arbustos)	2,2	0,0	20,0	*44,4*	33,4
trB_2 (400 cm) (sólo hay pocas raíces de *Quercus ilex*)	0,0	0,1	3,4	40,6	*51,4*

Mientras que el estrato superior de partículas más gruesas y aglomeradas es favorable para el crecimiento vegetal, los estratos más profundos tienen una composición mucho menos favorable debido a la acumulación de componentes arcillosos que los hacen duros e impermeables. Si el horizonte paleógena trB_2 llega a la superficie por causa de la erosión o por laboreo, se endurece y forma una masa de consistencia pétrea.

En los suelos alóctonos de los valles de los ríos en la llanura, las diferencias en la composición granulométrica de los horizontes del suelo son menores (véase tabla 27) y los componentes más gruesos no existen o, si se presentan, son indicio de inundaciones catastróficas. La arcilla sólo está en una pequeña proporción (límite de las fracciones como en la tabla 26).

En los suelos de ribera en las estribaciones septentrionales de los Alpes varía el fraccionamiento de un substrato a otro, según la velocidad del agua que ha depositado este estrato. MÜLLER (1958) da unas cifras para sendos perfiles existentes bajo *Salicetum albo-fragilis, Equiseto-Alnetum, Fraxino-Ulmetum* y *Pruno-Fraxinetum* en el curso medio de los ríos suizos. La tabla 28 reúne las cifras para las dos primeras comunidades.

TABLA 27. *Composición granulométrica en un perfil del* Populetum albae *en dos ríos litorales junto a Montpellier* (según TCHOU, 1949; véase también Fig. 194)

Horizonte	Grava		Gravilla		Arena gruesa		Arena fina		Arcilla	
	Mosson	Lez	Mosson	Lez	Mosson	Lez	Mosson	Lez	Mosson	Lez
5 cm	—	—	—	—	11,7	14,4	68,8	66,9	19,5	18,7
15 a 20 cm	—	—	—	—	12,4	15,5	66,3	62,8	21,3	21,7
50 cm	—	—	—	—	45,6	41,2	27,1	36,5	27,3	22,3
Inundación a partir de 75 a 80 cm ...	46,0	35,5	5,0	7,4	23,1	20,1	14,5	18,6	11,4	18,4
AG (120 cm)	—	5,4	—	1,2	36,0	37,2	22,4	24,4	41,6	31,8

Un estudio cuidadoso de los estratos en los suelos de ribera da como resultado que el tamaño de las partículas desciende en cada estrato de abajo a arriba, correspondiendo a la disminución de la velocidad de la corriente al retirarse la inundación. Al volver a aumentar debido a inundaciones posteriores se volverá a arrastrar totalmente algún estrato o parte de él.

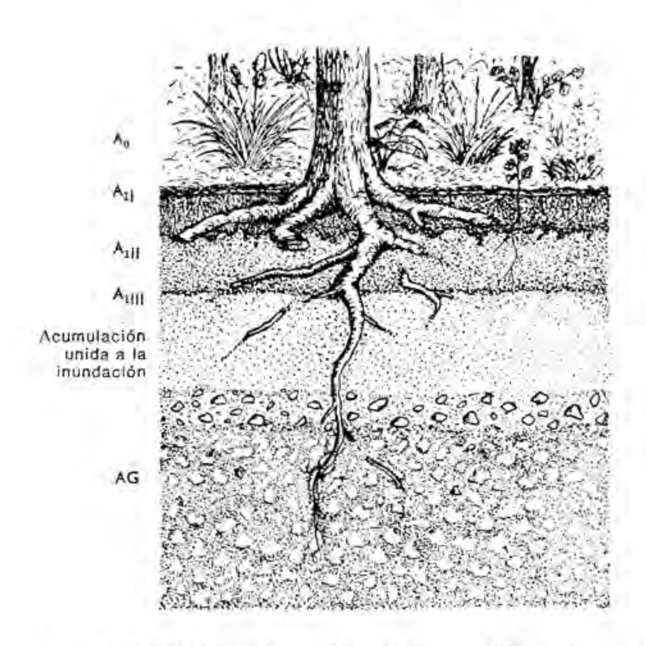


FIG. 194. Perfil del *Populetum albae* de Montpellier (TCHOU, 1949).

Los suelos de ribera muestran diferencias en la composición granulométrica en un perfil longitudinal del río. En el curso alto con grandes pendientes predomina la erosión y los suelos de ribera son pedregosos o de grava. En el curso medio se equilibran la erosión y la sedimentación; los suelos son de partículas de tamaño medio. En el curso bajo, con poca pendiente, predomina la sedi-

TABLA 28. *Composición granulométrica de distintos horizontes del suelo bajo un* Salicetum albo-fragilis *y un* Equiseto-Alnetum *en el curso medio de ríos suizos* (según M. MÜLLER, 1958)

Profundidad, cm	Proporción de las fracciones en % (diámetro de las partículas en mm)					
	2-1	1-0,2	0,2-0,1	0,1-0,05	0,05-0,002	< 0,002
Salicetum albo-fragilis						
0-10		0,9	2,8	2,8	72,3	21,2
30-40		2,4	18,7	30,9	37,7	10,3
40-45		6,0	24,5	32,5	28,5	8,5
70-80		0,2	1,3	14,7	64,8	19,0
95-105		2,2	31,5	25,1	31,8	9,4
Equiseto-Alnetum						
10-20		3,0	2,8	21,2	59,0	14,0
40-50		53,5	33,5	6,0	4,0	3,0
60-70	0,3	85,0	10,5	1,2	1,5	1,5
80-90		6,2	52,7	4,1	29,5	7,5

mentación y los suelos son de partículas finas. A lo largo del perfil longitudinal de un río pueden alternar varias veces las condiciones de curso alto, medio y bajo.

3. Estructura del suelo [1]

Se entiende por estructura del suelo la *ordenación espacial* y la *unión* entre sí de las partículas sólidas del suelo. La estructura del suelo se determina indirectamente por el sistema de poros, que dependen del tamaño y la ordenación de las partículas.

La estructura del suelo puede estudiarse en etapas de nivel distinto de evolución del suelo. En el caso de las partículas de arcilla y humus, la forma y densidad de los *coágulos* se deberá sobre todo a la orientación de las partículas. La coagulación de los coloides es una premisa para la formación de *grumos,* entre los que quedan incluidas también partículas mayores. Los grumos se reúnen frecuentemente en *agregados de grumos* (Fig. 195).

En el suelo maduro se define un *perfil del suelo* formado por *horizontes* que corresponde a un *suelo concreto* que ocupa una extensión determinada en el terreno. Al estudiar la estructura se considera normalmente el material del suelo dentro de un horizonte determinado.

Las principales formas de estructura del suelo son:

1. *No agregado* (estructura en granos aislados). Las partículas se presentan en disposición compacta. Los suelos arcillosos forman en este estado una sola masa coherente, tienen una estructura masiva. Los suelos de grano más grueso tienen, sin embargo, una estructura suelta.

[1] Revisiones bibliográficas; véase ALTEMÜLLER y FRESE, 1962; DI GLERIA y colaboradores, 1962; BAVER, 1956; KUBIËNA, 1938.

2. *Agregado* (estructura agregada). Las partículas se reúnen en agregados de forma y tamaño más o menos estable y entre los agregados se establecen espacios vacíos mayores.

Las estructuras de los agregados se dividen según la forma y la ordenación de los agregados. Por ejemplo, la clasificación procedente de los Estados Unidos (*Soil Survey Manual*, 1951) se ha extendido mucho (véase Fig. 196):

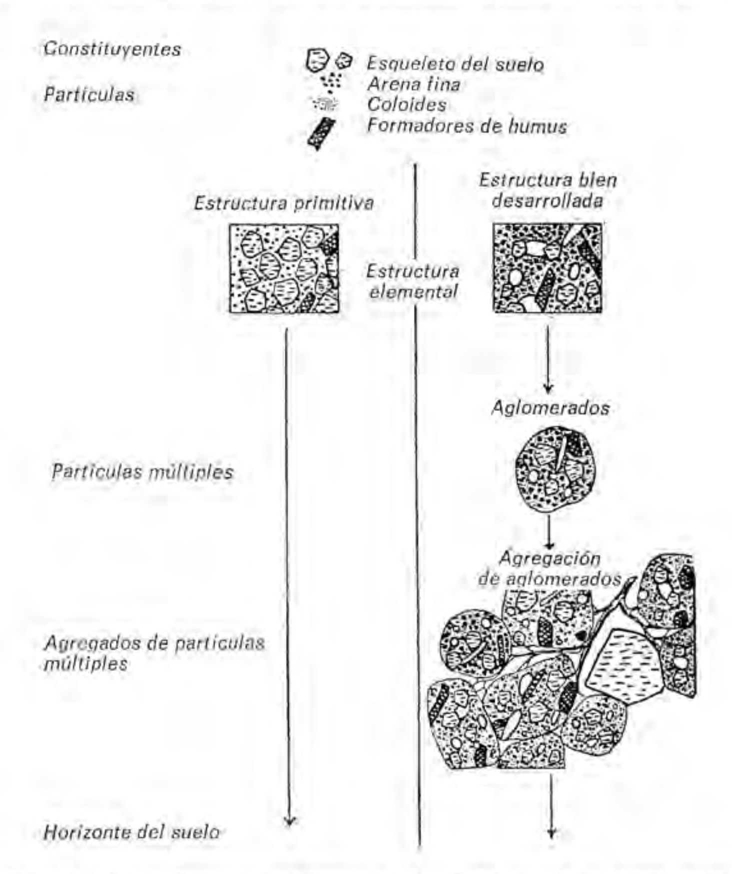


FIG. 195. Constituyentes y estructura del suelo (según E. FREI, 1944).

Forma de placas. Los agregados son mucho más planos que altos. Agregados orientados horizontalmente. Sobre todo en el horizonte A_2 de suelos decapitados y podsolizados.

Forma de prismas. Los agregados son mucho más altos que anchos. Superficies verticales bien desarolladas. Anguloso.

Prismáticos. Cabezas planas. Se encuentran especialmente en los horizontes en que se acumula arcilla.

Columnares. Cabezas redondeadas. Sobre todo en suelos de tipo solonetz.

Forma de bloques. Agregados más o menos isométricos. Superficies planas o comprimidas por los agregados contiguos.

Bloques. Superficies planas, aristas agudas. Por ejemplo, en el horizonte A_2 de las rendzinas.

Bloques de cantos redondeados. Superficies irregulares. Aristas redondeadas en parte. Por ejemplo, en el horizonte A_2 de las tierras pardas.



FIG. 196. Representación esquemática de las formas de los agregados.

Forma esferoidal. Agregados más o menos isométricos, poliédricos o redondeados. Las superficies de los agregados muestran frecuentemente impresiones de los agregados contiguos.

Granuloso. Agregados poco porosos, semejantes a perdigones. Por ejemplo, en horizontes A_1 de algunos suelos áridos.

Grumoso. Agregados porosos. Por ejemplo, en el horizonte A_1 de tierras negras.

Según el *tamaño* de los agregados se diferencian entre muy fino, fino, medio, grueso y muy grueso; los límites varían con la forma de los agregados.

Se diferencian *grados* de agregación según lo marcada que sea la forma de los agregados y según su estabilidad: débil, media o fuerte.

FREI (1950) diferencia las siguientes formas estructurales: estructura primitiva, estructura con revestimiento, microagregados, macroagregados, estructura aglomerada y esponjosa. Las formas de estructura en agregados pueden estar poco, medio o muy desarrolladas.

Para la formación de los agregados se necesitan en primer lugar *sustancias cementantes* que reúnan las partículas gruesas. Como tales actúan, entre otros, las sales alcalinas y el yeso (formación de costras en los suelos salinos), el carbonato cálcico (por ejemplo, muñecas de loess), el ácido silícico (en algunos suelos de los trópicos cálidos) y los hidróxidos de sesquióxidos (*Ortstein* de los podsoles). BAVER (1956) encontró una correlación positiva elevada entre el contenido en arcilla y la aglomeración del suelo y otra aún más estrecha entre ésta y el contenido en humus. Por último, debemos citar la «construcción viviente» por colonias bacterianas, hifas de hongos y filamentos de algas y haces de raíces, aunque estos organismos los consideraremos en la formación del humus.

En el mantenimiento de la estructura participan tanto fuerzas de enlace secundarias (por ejemplo, en la adsorción de polisacáridos neutros sobre superficies de minerales) como fuerzas de valencia principal. Así, los minerales de arcilla pueden fijar proteínas por enlace iónico, los sesquióxidos fijan ácidos húmicos por enlaces complejos y pueden darse también enlaces covalentes entre compuestos orgánicos. Las fuerzas reticulares actúan en la cristalización.

El tipo de componentes del suelo y el proceso que provoca la agregación son los que determinan el tamaño y la forma de los agregados. Así, las concreciones de origen puramente químico son casi siempre redondeadas, lo mismo que los excrementos de los animales del suelo (el horizonte A_1 de la mayoría de los suelos se compone de excrementos de animales). En la fragmentación de masas coherentes de suelo por contracción o por hinchamiento debido a la hidratación y a las roturas por el hielo, por las raíces o por el laboreo, se forman agregados angulosos (fragmentos).

Investigación de la estructura del suelo. La estructura del suelo puede considerarse únicamente en muestras de suelo intactas o poco estropeadas. Por ello, las muestras deben tomarse cuidadosamente con cilindros cortantes o instrumentos semejantes y transportarse sin ninguna otra manipulación mecánica.

En el campo se investiga morfológicamente a simple vista o con lupa la estructura del suelo. La técnica del corte delgado, desarrollada principalmente por KUBIËNA (1938), proporciona puntos de vista muy valiosos (véase ALTEMÜLLER y FRESE, 1963).

El microscopio electrónico nos permite descubrir la estructura a nivel coloidal.

Por lo general, las fracciones de grumos que permanecen estables frente a cualquier influencia, se estudian por *métodos mecánicos,* como son el tamizado seco o húmedo, el método de sedimentación y lavado, el humedecimiento, la determinación de la permeabilidad al agua, el enfangamiento y la resistencia a la presión. La porosidad se estima determinando el ascenso capilar, la capacidad hídrica y de aire, así como el potencial capilar y la permeabilidad al sonido. En todos los métodos el resultado depende mucho de los *tratamientos previos* de la muestra. Allí donde se utilice agua no podrán sumergirse en ningún caso directamente en ella las muestras, porque el aire queda encerrado al penetrar el agua, provoca una sobrepresión y rompe los agregados.

Importancia de la estructura del suelo. La estructura del suelo influye principalmente sobre la vegetación de un modo indirecto. Junto con la granulación, es decisiva para las posibilidades de ocupación por las raíces (accesibilidad de agua y nutrientes, fijación), para las economías hídrica, calórica y del aire, así como para la actividad biológica.

Estructura del suelo y vegetación. LEUTENEGGER (1950) ha investigado la grumosidad bajo un *Salicetum albo-triandrae* (=*S. albo-fragilis*), tres representantes del *Querco-Carpinetum aretosum*, dos del *Querco-Carpinetum luzuletosum* y dos del *Querco-Betuletum* en la meseta suiza. Las comunidades se encontraban sobre suelos de ribera, tierra parda mediana o totalmente desarrollada y sobre tierra parda poco o muy degradada. La proporción de grumos con diámetro superior a 0,5 mm es pequeña en el suelo de ribera y en los otros suelos hasta la profundidad en que contienen humus la proporción es de media a elevada. Por debajo se encuentran principalmente agregados finos de diámetro inferior a 0,5 mm, y tanto más cuanto mayor sea el contenido en arcilla.

MÜLLER (1958) ha comparado suelos de ribera del *Salicetum albo-fragilis*, del *Equiseto-Alnetum* y del *Fraxino-Ulmetum* en base a cortes delgados. Las saucedas, que llegan en el perfil transversal del valle hasta muy cerca de la ribera, son las que sufren inundaciones con mayor frecuencia. En ellas, el horizonte húmico está desarrollado al mínimo y tiene una estructura primitiva o esponjosa poco desarrollada. El bosque de *Fraxinus* y *Ulmus* ocupa la posición superior y su horizonte húmico muestra una estructura esponjosa bien desarrollada. El bosque de *Alnus* se encuentra entre ambos desde el punto de vista topográfico y también en cuanto a la estructura.

4. Economía iónica del suelo y alimentación de los vegetales [1]

a) NUTRIENTES DE LAS PLANTAS

Se consideran nutrientes de las plantas todos aquellos elementos necesarios para un normal desarrollo de las mismas. Según los conocimientos actuales hay que incluir:

C	carbono	K	potasio	Zn	zinc
H	hidrógeno	Ca	calcio	Mo	molibdeno
O	oxígeno	Mg	magnesio	B	boro
N	nitrógeno	Fe	hierro	Na	sodio
P	fósforo	Mn	manganeso	Cl	cloro
S	azufre	Cu	cobre	Si	silicio

En la planta se encuentran junto a estos elementos otros que no son imprescindibles y que incluso pueden ser perjudiciales. Las necesidades de los distintos nutrientes varían de una planta a otra, lo mismo que en una misma planta a lo largo de su desarrollo. La diferenciación entre nutrientes principales y oligoelementos, o entre macro y micronutrientes no puede establecerse de un modo absoluto. Muchas veces se consideran nutrientes sólo a aquellos que se toman del suelo, esto es, todos menos el C, el H y el O.

Los compuestos orgánicos constan de C, H, O, N y S. La mayor parte del C se toma en forma de CO_2 del aire y unas cantidades pequeñas también en forma de compuestos orgánicos del suelo. Los órganos aéreos y subterráneos captan agua. Nitrógeno y azufre se toman como sulfato y nitrato, o bien amonio.

P, B y Si se absorben igualmente como aniones ácidos complejos; en las plantas establecen sobre todo enlaces éster con moléculas orgánicas.

[1] Revisiones bibliográficas: MENGEL, 1961; WINOGRADOW y TRENEL, 1958; TISDALE y NELSON, 1956; MILLAR, 1955; SCHARRER, 1955; SCHEFFER y WELTE, 1955; THOMPSON, 1952; TRUOG, 1951; HOAGLAND, 1948.

K, Na, Mg y Ca se incorporan como simples cationes. Se utilizan sobre todo en la neutralización de ácidos orgánicos, como reguladores de la presión osmótica del jugo celular y con ello de la turgencia, así como reguladores del grado de hidratación de los tejidos. Aparte de esto, el Mg es un componente importante de la clorofila.

Fe, Mn, Cu, Zn y Mo se toman como simples cationes o quelatos y el Mo como ion molibdato. Los metales pesados son principalmente componentes de los enzimas.

Presencia en el suelo. Los nutrientes de los vegetales en el suelo se encuentran disueltos en pequeña cantidad en el agua; en este estado son muy fáciles de absorber. En forma disuelta están además expuestos al lavado y a perderse para la planta (véase pág. 637).

Los nutrientes pasan a la disolución sobre todo a partir de las sales, relativamente solubles, y de los coloides del suelo, que constituyen la fracción capaz de intercambio. Estos nutrientes son bastante fáciles de absorber.

Los materiales formadores de humus (restos de organismos aún no descompuestos) constituyen una reserva de nutrientes que se va agotando relativamente despacio; a largo plazo los nutrientes provienen de los minerales que se meteorizan lentamente.

Absorción de nutrientes por la planta. Las raíces toman los nutrientes con el agua del suelo, y junto a esto hay quizá también un intercambio de contacto (JENNY y OVERSTREET, 1938; JENNY y GROSSENBACHER, 1963) directamente entre la raíz y las partículas del suelo. De todos modos, ambos procesos no pueden separarse de un modo claro.

El mecanismo de la absorción de cationes se ha investigado de un modo particularmente intenso. En un primer paso los iones pueden difundirse libremente en determinadas zonas de la raíz, el llamado espacio libre, con lo cual se establece un intercambio iónico con las superficies del espacio libre. En un segundo paso se transportan los nutrientes al interior de las células, interviniendo en este paso muchas veces moléculas transportadoras especiales de carácter orgánico. La captación de alimentos la realiza la planta activamente; la planta tiene una cierta capacidad de selección, pero no de exclusión.

Las distintas etapas del suministro de nutrientes puede representarse mediante un esquema (Fig. 197).

Recientemente se ha demostrado que de las células de los pelos radicales salen filamentos plasmáticos que llegan directamente al medio nutritivo.

Ley de la relatividad. Para el grado de acción de cada uno de los nutrientes debe ser válida la ley de la relatividad (MITSCHERLICH-LUNDEGÅRDH) que sustituye a la ley del mínimo (LIEBIG) tantas veces citada en otros tiempos. LUNDEGÅRDH ha formulado la ley del siguiente modo:

«El efecto relativo de un factor es tanto mayor cuanto más cerca del mínimo se encuentre este factor en relación con los demás. La acción relativa desciende continuamente al aumentar la intensidad del factor y se aproxima al valor nulo cuando el factor se halla en la zona de máximo.»

Interacciones entre los nutrientes. Las clásicas investigaciones de LOEB (1906) han mostrado que ciertas sales, como el cloruro sódico, pueden ser por sí solas tóxicas para la planta; sin embargo, si se añade magnesio o calcio a la disolución de cloruro sódico, desciende o se elimina totalmente su acción nociva. El calcio

se comporta de un modo semejante frente a las sales de magnesio y frente al potasio (véase ROBERT, 1915). Naturalmente, la concentración de las soluciones juega un papel importante en esta desintoxicación.

Efecto tóxico. El efecto venenoso de una sustancia es siempre cuestión de su concentración o de la cantidad absorbida, y además está en relación con las demás sustancias. El exceso de una sustancia es siempre pernicioso. Este exceso puede encontrarse muy bajo en algunas sustancias —son las sustancias conocidas comúnmente como venenos—; en otras, y según las circunstancias, puede encontrarse muy alto, así, por ejemplo, en los nutrientes principales Ca y K.

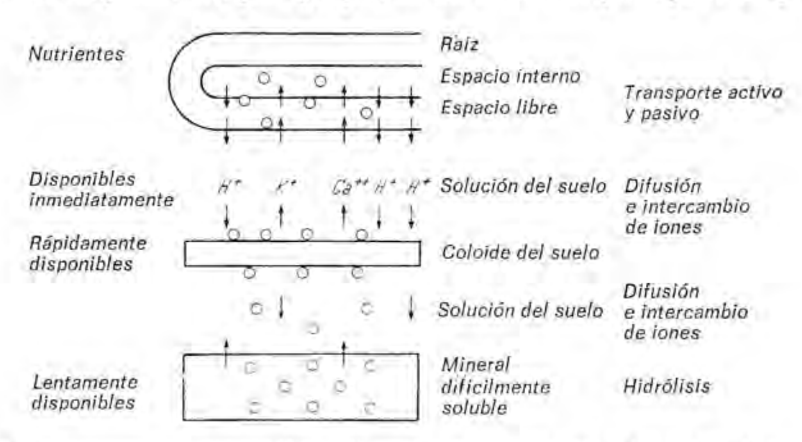


FIG. 197. Representación esquemática del suministro de cationes a las raíces de las plantas.

El agricultor conoce también el efecto perjudicial de grandes cantidades de cal. Según CHAUZIT (citado en RUSSELL), *Vitis vinifera* empieza a sufrir verdaderamente en cuanto se le suministra un 35% o más de cal. Las concentraciones altas de Ca a un *p*H neutro o básico actúan también como nocivas sobre ciertos hongos (por ejemplo, *Citromyces*).

Lo mismo que la clorosis cálcica aparece en la vid, en el castaño, en *Calluna* y en otras especies, en la soja se manifiesta la clorosis férrica si hay siquiera un ligero exceso de hierro en el suelo. El aluminio es a veces venenoso en suelos muy ácidos; ello se debe a que por debajo de *p*H 5 aumenta rápidamente su solubilidad. Por el contrario, la alfalfa, el trébol común y la avena no se dañan por el aluminio a *p*H superior a 5 (MAGISTAD, 1925). Los suelos con un contenido elevado en cinc tienen generalmente una vegetación escasa, que en la Europa occidental se incluye dentro de un orden especial (*Violetalia calaminariae*). Si el contenido en cinc alcanza el 9% sufrirá la cubierta vegetal (JAQUEMART, 1958). Un contenido elevado de cobre en el suelo es también perjudicial para las plantas superiores (BESCHEL, 1959). Deben compararse también a este respecto las consideraciones de KINZEL (1962) basadas en ILJIN.

Determinación del contenido en nutrientes de un suelo. Esto es una cuestión muy crítica, ya que los requerimientos nutritivos son muy distintos de una especie a otra, varían con el estado de desarrollo de la planta y oscilan en dependencia con los demás factores ambientales, sobre todo del suministro de agua y la temperatura.

La capacidad de absorción de las plantas varía de un modo semejante y la cantidad de nutrientes captados no refleja de ninguna manera las cantidades presentes.

En algunas determinaciones los nutrientes son absorbidos por las plantas a partir del suelo. Este método requiere mucho tiempo. Para ahorrar tiempo y dinero se ha sustituido en muchas ocasiones por métodos puramente químicos. El problema principal reside en la extracción de los nutrientes a partir del suelo. Como medio de extracción se utilizan: agua, ácidos (ácido carbónico, ácido cítrico, ácido láctico, ácido clorhídrico, etc.) y también disoluciones salinas. Una vez disueltos, se determinan los nutrientes por los métodos analíticos habituales.

b) Intercambio de iones [1]

Se denomina intercambio iónico al fenómeno según el cual los iones adsorbidos por un cuerpo pueden ser sustituidos por otros. Por ejemplo:

$$\text{arcilla-}Na^+ + Cl^-K^+ \rightarrow \text{arcilla-}K^+ + Cl^-Na^+$$

Los cuerpos con carga eléctrica negativa muestran un intercambio catiónico, los de carga positiva tienen un intercambio aniónico. La capacidad de intercambio catiónico de las arcillas reside en los grupos de ácido silícico y en el exceso en cargas negativas que resultan de la sustitución en una red cristalina neutra, por ejemplo, de cationes tetravalentes de silicio por cationes trivalentes de aluminio, o bien de éstos por cationes bivalentes de magnesio. La capacidad de intercambio catiónico del humus se debe a los radicales de ácidos orgánicos, por ejemplo, grupos carboxilo y grupos OH fenólicos. Los grupos aminos determinan, por el contrario, una capacidad de intercambio aniónico.

Capacidad de intercambio. Se denomina capacidad de intercambio a la suma de los iones intercambiables y se expresa normalmente en miliequivalentes por gramo o por 100 g. Los intercambiadores tienen una capacidad de intercambio diferente según su dispersión y estructura (véase Fig. 198); por ejemplo, para una arcilla caolinítica puede ser de 10 meq/100 g, para una arcilla montmorillonítica de 100 meq/100 g y para un humus de 500 meq/100 g, tratándose en los tres casos de la capacidad de intercambio catiónico. Junto a ella el humus muestra también un cierto intercambio aniónico. En los suelos aparecen además de las arcillas de estructura estratificada y el humus, las llamadas arcillas alofánicas, con una capacidad de intercambio igualmente importante. Son geles de sesquióxidos y de ácido silícico que se forman en el proceso de meteorización y que recubren a los minerales como un «revestimiento forastero» (=alofana).

Leyes de intercambio, sustancias que intercambian. Para el intercambio iónico son válidas unas leyes. *Todas ellas se pueden deducir de sustancias modelo* sencillas. Los iones monovalentes (Na^+, K^+, NH_4^+) se fijan más débilmente que los bivalentes (Mg^{2+}, Ca^{2+}) y por ello son desplazados por estos últimos; por su parte, los iones bivalentes se fijan más débilmente que los trivalentes (Al^{3+}). Dentro de un mismo grupo del sistema periódico (columna) los iones menores (arriba), y, por tanto, más hidratados, son los que se adsorben más débilmente ($Li^+ < Na^+ < K^+$). La composición del complejo de intercambio depende además

[1] Revisiones bibliográficas: véase Deuel y Hutschneker, 1955; Kelley, 1948.

de la concentración de cada ion en la disolución circundante y de la afinidad específica de los iones por los grupos activos del intercambiador. La estructura del intercambiador también es importante.

Estas reglas son válidas para los procesos de intercambio en los suelos. Por ejemplo, una fuerte adición de Ca^{2+} por encalado conduce a una expulsión de los iones K^+, NH_4^+ y Mg^{2+}; éstos se solubilizan y se absorben fácilmente por las raíces, pero pueden también lavarse con facilidad. El suelo se empobrece así rápidamente en estos nutrientes importantes para la planta. Por otra parte, un suministro abundante de iones K^+ por un excesivo abonado líquido conducirá a que el suelo se sature preferentemente con este ion y se empobrezca en los demás nutrientes.

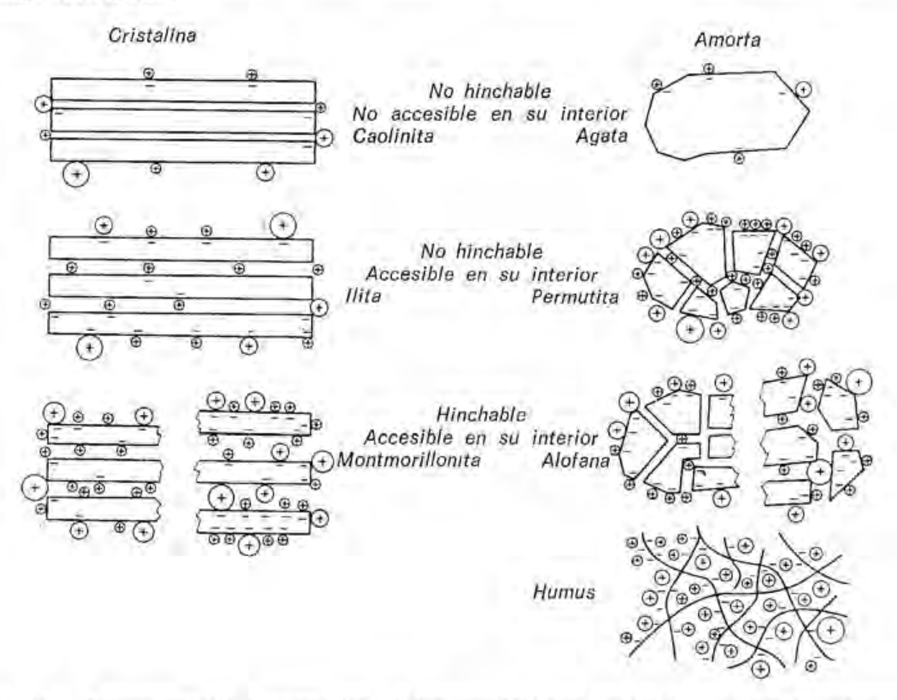


FIG. 198. Representación esquemática de intercambiadores catiónicos de distinta estructura.

Grado de saturación. El nivel de acidificación viene expresado por el llamado grado de saturación (S %). Este indica en tanto por ciento la proporción de cationes básicos en el conjunto del complejo de cationes intercambiables:

$$S\ \% = \frac{\text{suma de los cationes básicos}}{\text{capacidad de intercambio catiónico}} \cdot 100\%$$

Se habla, por tanto, de un intercambiador muy saturado cuando los cationes básicos (iones alcalinos y alcalinotérreos) predominan con mucho sobre los iones H^+ en el complejo de intercambio; de uno poco saturado o insaturado cuando predominan los iones H^+.

Las bases lavadas o asimiladas por la vegetación en condiciones húmedas sólo se recuperan en parte a través de la descomposición de la hojarasca y la

meteorización de los minerales. La consecuencia es un enriquecimiento en iones H^+, esto es, una acidificación creciente de la parte superior del suelo. El intercambio de bases tiene aquí como consecuencia una modificación profunda de las características físicoquímicas del suelo, que naturalmente se refleja en la vegetación (véanse págs. 24 y 593).

Significado del intercambio iónico. En el suelo el intercambio iónico tiene lugar:

1. Entre las partículas del suelo y la solución del suelo, esto es, el agua del suelo en la que siempre hay iones disueltos.
2. Entre la solución del suelo y las raíces vegetales.
3. Entre las raíces y las partículas del suelo por intercambio de contacto.
4. Entre las partículas del suelo entre sí por intercambio de contacto.

La mayor importancia del intercambio iónico en el suelo reside en que los iones liberados en la meteorización y en la humificación no están expuestos inmediatamente al lavado, sino que son adsorbidos en gran parte y quedan así a disposición de las plantas. Los intercambiadores de iones son los verdaderos almacenadores, sobre todo de los nutrientes catiónicos. Permiten también que hasta un cierto grado pueda abonarse en tiempo anterior a aquel en que hace falta el abono.

c) ACIDEZ DEL SUELO Y VEGETACIÓN[1]

Acidos en el suelo. Según la concepción de BRÖNSTED, aún habitual hoy día, los ácidos son sustancias que pueden ceder hidrógeno, los llamados dadores de protones.

En el suelo se encuentran los siguientes ácidos:

1. Acidos inorgánicos sencillos, como el carbónico, el sulfúrico, el nítrico y el fosfórico. Estos llegan en parte al suelo con el agua de lluvia y en parte se forman en el suelo durante la meteorización, la transformación de la materia orgánica o por intercambio iónico entre la disolución salina y los coloides ácidos del suelo.
2. Acidos orgánicos sencillos, como acético y cítrico. Estos son en parte excretados por las raíces y en parte provienen de la descomposición de la materia orgánica muerta.
3. Minerales de la arcilla y arcillas alofánicas no saturados.
4. Compuestos húmicos no saturados de elevado peso molecular.

La constante de disociación K_s es la medida de la *fuerza de un ácido:*

$$K_s = \frac{[H^+][X^-]}{[HX]}$$

$[H^+]$ = concentración de los protones disociados,
$[X^-]$ = concentración de los «restos ácidos»,
$[HX]$ = concentración de las moléculas del ácido sin disociar.

[1] Revisiones bibliográficas: véanse DI GLERIA y colaboradores, 1962; JENNY, 1961; ELLENBERG, 1955.

Cuanto más pequeño sea K_s más débil será el ácido. Los ácidos fuertes ClH, SO_4H_2, etc., están disociados prácticamente en su totalidad y K_s ya no se puede calcular.

Por el contrario, la concentración de un ácido no es ninguna medida de su fuerza, lo mismo que tampoco lo es el *p*H (véase más adelante). También las moléculas de agua están en parte disociadas. Independientemente de las sustancias disueltas o suspendidas en el agua, su producto iónico, esto es, el producto de las concentraciones de H^+ y OH^- en el agua se mantiene constante a una temperatura determinada. A 25° C es, por ejemplo, $[H^+][OH^-]=10^{-14}$. La concentración de H^+ en agua pura es igual a la de OH^-: $[H^+]=[OH^-]=\sqrt{10^{-14}}=10^{-7}$. La adición de un ácido eleva la concentración de H^+ y disminuye la de OH^-. La adición de una base disminuye la concentración de H^+ y eleva la de OH^-.

SÖRENSEN introdujo, para expresar la concentración de iones hidrógeno, el llamado valor de *p*H; es igual al logaritmo cambiado de signo de la concentración de iones hidrógeno. Un *p*H 7 significa, por tanto, lo mismo que $[H^+]=10^{-7}$. Las disoluciones ácidas tienen un *p*H inferior a 7 y las soluciones alcalinas un *p*H superior a 7.

Valores de la acidez del suelo. Si se mide la concentración de H^+ en una solución del suelo se considerarán únicamente los H^+ disociados de los ácidos en el suelo. Se habla de la acidez actual, o simplemente del *p*H de la solución del suelo.

Sin embargo, si se neutraliza se incluirán también los H^+ no disociados, y tanto más cuanto mayor sea el *p*H al que se realice la determinación (acidez de titulación).

Convencionalmente se designa, por ejemplo, acidez total a la cantidad de H^+ que se puede titular con hidróxido de bario hasta un *p*H de 8,2:

$$\boxed{\text{suelo}}\,\begin{matrix}H\\H\end{matrix} + Ba(OH)_2 \rightarrow \boxed{\text{suelo}}\;Ba + 2H_2O$$

Si se añade al suelo una sal de hidrólisis alcalina, por ejemplo, acetato cálcico, se sustituirán parte de los H^+ por Ca^{2+} y el acético así formado puede titularse con sosa.

$$\boxed{\text{suelo}}\,\begin{matrix}H\\H\end{matrix} + \text{Ca-acetato} \rightarrow \boxed{\text{suelo}}\;Ca + 2\text{H-acetato (acético)}$$

$$\text{H-acetato} + NaOH \rightarrow \text{Na-acetato} + HOH$$

La cantidad de H^+ así obtenida se denomina acidez hidrolítica.

En la determinación de la llamada acidez de sal neutra se sigue fundamentalmente el mismo proceso, sólo que en este caso se detectarán menos iones hidrógeno que en la acidez hidrolítica porque el *p*H de la disolución es inferior.

En la determinación de la acidez de sal neutra en un suelo mineral muy ácido se consume muchas veces más sosa que la empleada para neutralizar los H^+. Este hecho se debe al intercambio de Al^{3+} por Fe^{3+} y su precipitación como hidróxido; se habla por ello de la acidez de intercambio.

$$\boxed{\text{suelo}}\,\begin{matrix}H\\Al^{3}-\end{matrix} + 4ClK \rightarrow \boxed{\text{suelo}}\;4K + ClH + Cl_3Al$$

$$ClH + NaOH \rightarrow ClNa + HOH$$

Cl_3Al sólo puede existir en condiciones muy ácidas; se descompone en la neutralización, para lo que se emplea una cantidad equivalente de NaOH:

$$Cl_3Al + 3NaOH \rightarrow 3ClNa + Al(OH)_3$$

A la acidez hidrolítica y a la de sal neutra se las llama frecuentemente también acidez potencial.

En Ecología Vegetal se mide la mayoría de las veces el *p*H. Para ello existen un gran número de métodos, y en cada uno hay que mantener unas condiciones *standard*. Los resultados obtenidos por distintos métodos no pueden compararse directamente entre sí. Hoy día se da como buena y está muy extendida la medida con el electrodo de vidrio en una disolución normal de ClK en la proporción suelo : disolución = 1 : 2,5. Antes de la medida debe dejarse secar el suelo al aire. La mayoría de los datos del *p*H en la bibliografía fitosociológica se basan, sin embargo, en medidas en suspensiones acuosas.

Amortiguación. Una disolución tampón o amortiguadora es un sistema químico capaz de mantener constante su *p*H a pesar de que se le añadan ácidos o bases. Los suelos pueden mantener también constante su *p*H en la mayoría de los casos dentro de ciertos límites. Como tampón ácido actúan en el suelo los ácidos débiles y las sales de ácidos débiles con bases fuertes, así como la arcilla y el humus.

El poder tampón de la arcilla y del humus se basa en el intercambio iónico:

$$\boxed{\text{humus}}\,K + \underset{\substack{\text{ácido}\\\text{fuerte}}}{ClH} \rightarrow \boxed{\text{humus}}\,\underset{\substack{\text{ácido}\\\text{débil}}}{H} + ClK$$

Los suelos de humus neutro están bien tamponados, tanto frente a la adición de ácidos como de bases; los suelos cálcicos están muy bien tamponados frente a los ácidos. El poder tampón debido a la cal se basa en la neutralización del ácido añadido:

$$CO_3Ca + ClH \rightarrow Cl_2Ca + \overset{\nearrow}{CO_2} + H_2O$$

Importancia de la acidez del suelo para las plantas y las comunidades vegetales. Los organismos inferiores son los más sensibles frente a la acidez de su entorno. Algunos bacterios patógenos pueden cultivarse sólo sobre medios con un *p*H muy determinado. ULEHLA (1923) demostró que las células apicales de algunas algas (*Cladophora, Basidiobolus*) se lisan cuando son trasladadas a un medio ácido. MELIN (1924) ha demostrado hasta qué punto es decisivo el *p*H para la vitalidad de los hongos de las micorrizas y con ello también para el desarrollo de los árboles aciculifolios. Según FISCHER (1925), los daños que produce a la patata *Actinomyces chromogenus* a *p*H 8 son intensos, a *p*H 7,2 débiles y a *p*H 6,8 son casi nulos; según WAKSMAN (1922), a *p*H entre 5,2 y 5,0 el hongo desaparece.

Según trabajos de investigadores holandeses, las leguminosas, la remolacha y la col son muy sensibles frente a la acidez del suelo, y la avena, cebada y trigo frente a la basicidad. Se ha demostrado, en cambio, que muchas plantas viven bien en condiciones muy ácidas si disponen de nutrientes suficientes.

El efecto perjudicial de la acidez se basa frecuentemente, según parece, en acciones indirectas o efectos secundarios (HEWITT, 1952). Como causas directas se consideran:

1. Deficiencias en nutrientes catiónicos fácilmente asimilables en la dotación de intercambio del suelo, en la que predominan los iones hidrógeno.
2. Deficiencia en fosfato asimilable, porque con Fe^{3+} y Al^{3+} es difícilmente soluble y precipita; estos cationes se liberan abundantemente a *p*H fuertemente ácido.
3. Baja disponibilidad de algunos oligoelementos.
4. Deficiencias en nitrógeno debido a detención de la nitrificación.
5. Actividad biológica baja de organismos favorables para el suelo, sobre todo de las lombrices; con ello una renovación más lenta de los materiales y una peor estructura del suelo.

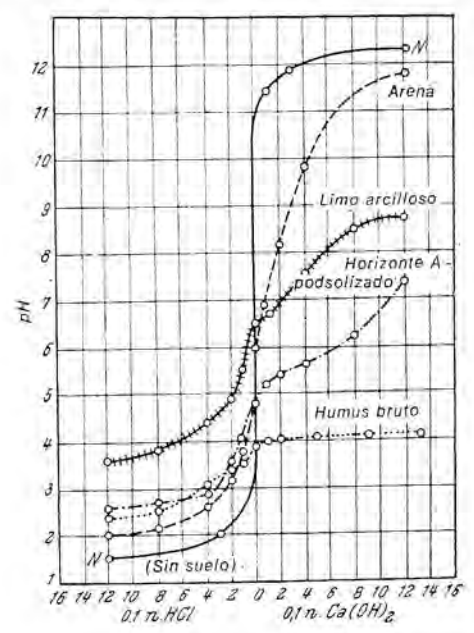


FIG. 199. Poder tampón de distintos suelos frente a ácidos y bases (según ROBINSON).

Muchas especies y comunidades vegetales aparecen sólo en una zona determinada de *p*H, con un óptimo más o menos acentuado. Véase la tabla 29.

Las comunidades basífilas extremas se encuentran especialmente en las regiones cálidas y secas. En los suelos arcillosos de Egipto con *Cyperus laevigatus,* MONTESIR (1938) ha medido valores de *p*H entre 9,2 y 9,4. La estepa de *Brachiaria* del Sudán crece en suelos con un *p*H medio de 9,1. Los suelos de composición variable junto al Río Salado (Argentina) dieron en toda la zona de perfiles profundos unos *p*H de 8 hasta 10. En Europa se citan comunidades extremadamente basífilas en el lago de Neusiedl.

Las comunidades de turbera son muy acidófilas. SJÖRS (1948) da los valores de *p*H de 3,6 a 3,7 para el anmoor con *Scirpus caespitosus* y *Sphagnum cuspidatum* con y sin *Scheuchzeria palustris.* Las turberas inglesas con *Eriophorum vaginatum, Scirpus caespitosus* y *Deschampsia flexuosa* dieron un *p*H de 2,8 a 3,0 para un contenido bajo en bases (GORHAM, 1953).

TABLA 29. *Amplitud de plantas y comunidades vegetales respecto al pH*

Especies y comunidades vegetales	Reacción del suelo	pH
Acidófilas	ácida	< 6,7
fuertemente acidófilas	muy ácida	< 5,2
medianamente acidófilas... ...	medianamente ácida	5,3 — 6,0
débilmente acidófilas	débilmente ácida	6,1 — 6,7
Neutrófilas	neutra	6,8 — 7,2
Basófilas	alcalina	> 7,3
débilmente basófilas	débilmente alcalina	7,3 — 8,0
fuertemente basófilas	fuertemente alcalina	> 8,1
Indiferentes		

En el *Querco-Abietetum* (FREHNER, 1963) se han medido hasta valores de *p*H de 3,1. Según MATTICK (1932), la mayoría de los líquenes dendroides y foliosos tienen su óptimo en una zona de *p*H fuertemente ácida, mientras que la mayoría de los líquenes crustáceos del suelo colonizan los que son básicos y tienen ahí también su *p*H óptimo (máximo: *Dermatocarpon miniatum*, *p*H entre 8 y 8,4). Los *p*H inferiores (2,5 a 2,9) se han medido en líquenes dendroides del género *Cladonia,* aunque todos los valores óptimos se encuentran por encima de 3,5.

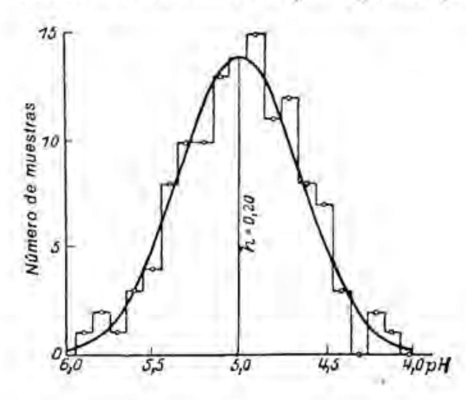


FIG. 200. Curva experimental y teórica de la amplitud de variación del *p*H correspondiente a *Carex curvula.* 125 muestras de los Alpes centrales y orientales (BR.-BL. y JENNY, 1926).

El podsol del *Querco-Betuletum* rico en *Leucobryum glaucum* tiene también una reacción muy ácida.

La figura 200 muestra una curva basada en 125 muestras de suelos lo más distintos posible, situados sobre substrato calcáreo y silíceo, tomadas de los Alpes suizos, italianos y del Tirol en la rizosfera de *Carex curvula* (de 5 a 10 cm de profundidad). El óptimo de *p*H de la especie se encuentra entre 5,4 y 4,6; *Carex curvula* es, por tanto, una planta marcadamente acidófila, cuyo comportamiento concuerda con el desarrollo de la vegetación. En la zona de *p*H óptimo de la especie la acidez parece ser secundaria para la vitalidad de *Carex curvula;* sin embargo, en las zonas extremas se convierte en un factor importante.

BUCHLI (1936) y ELLENBERG (1948) tratan profundamente el valor indicador de las malas hierbas de los cultivos.

La amplitud y la zona de *p*H óptimo del suelo para una comunidad son casi siempre más estrechas que las de las especies dominantes, siempre que se mantenga la homogeneidad de las superficies inventariadas. Las comunidades vegetales son, por tanto, mejores indicadores de la reacción del suelo que las especies por sí solas. A pesar de que la amplitud del *p*H aumente algo con el número de los representantes investigados, tal como indica la experiencia, se alcanza generalmente pronto el límite. Véase tabla 30.

TABLA 30. *pH óptimo y amplitud de pH en el horizonte* A_1 *de distintas comunidades*

Asociación de *Koeleria glauca* y *Jurinaea* (Alemania meridional, VOLK, 1937)	*p*H 7,1 (7,5) a (7,9) 8,3
Corynephoretum (Alemania meridional, VOLK, 1931)	*p*H 4,7 (4,5) a (4,9) 6,4
Brachypodietum phoenicoidis (Francia meridional, SOROCEANU, 1936)	*p*H 7,2 (7,6) a (8,0) 8,3
Schoenetum nigricantis (Suiza, ZOBRIST, 1935)	*p*H 7,0 (7,2) a (7,4) 7,6
Molinietum mediterraneum (Francia meridional, ZITTI, 1938)	*p*H 7,2 (7,4) a (7,6) 7,8
Loiseleurio-Cetrarietum (Alta Engadina, PALLMANN y HAFFTER, 1933)	*p*H 3,5 (4,1) a (4,6) 5,2

En las comunidades de prados determinadas o muy influidas por el hombre, la importancia del factor *p*H se ve más o menos encubierta generalmente por influencias bióticas. Sin embargo, KLAPP (1930) encontró también en la vegetación pratense que, partiendo de las comunidades vegetales, se puede deducir mejor el *p*H del suelo que a partir de las especies aisladas. La dependencia es clara sobre todo bajo condiciones extremas.

Las variaciones en el *p*H del suelo determinan muchas veces, o por lo menos influyen apreciablemente, en los cambios de vegetación (sucesión) (véase página 593).

La curva de *p*H es apropiada para representar esta sucesión (Fig. 201).

Las intersecciones de las curvas de *p*H de las asociaciones en las zonas de máximo y de mínimo son sociológicamente de gran importancia, ya que es ahí donde se establece la competencia entre la comunidad dominante y la que va siendo cada vez más favorecida por la modificación del *p*H. En la curva anterior se ve que la competencia entre el *Elynetum* y el *Caricetum firmae* se establece en suelos de *p*H 7 a 6,5 y entre el *Caricetum curvulae* y el *Elynetum* a *p*H de 5,5 a 5,2. En estas zonas de máximo y mínimo del *Elynetum* es el *p*H el factor decisivo (véase Fig. 248, pág. 415).

El *p*H varía frecuentemente de un modo rápido con la profundidad en el suelo. Las especies de raíces profundas, esto es, los árboles, absorben, por tanto, sus alimentos con frecuencia de suelos con *p*H muy distintos. Debe tenerse siempre en cuenta de todos modos que las plántulas y plantas jóvenes ven limitada la absorción de alimentos al estrato superior del suelo. Pero precisamente en el estrato superior del suelo (1 a 5 cm) el *p*H está influido por las especies vegetales dominantes, o bien por sus desechos. A medida que aumenta la profundidad el *p*H está menos influido por la hojarasca y pasa a ser preponderante la influencia climática (humedad) y la del substrato rocoso.

Si se considera cualquier perfil de un suelo en su conjunto se aprecia claramente la influencia climática sobre el *p*H.

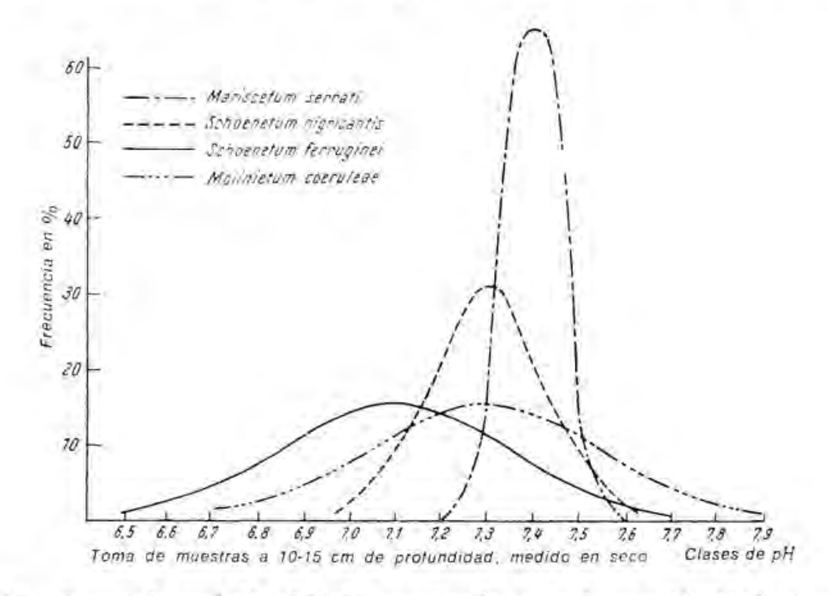


FIG. 201. Curvas de variación del *p*H correspondientes a la sucesión *Mariscetum serrati* → *Molinietum coeruleae* en la meseta del noreste de Suiza (según ZOBRIST, 1935).

El *p*H del suelo aumenta generalmente con la profundidad en los climas húmedos, porque los estratos superiores del suelo son los más lavados, esto es, los más pobres en cationes básicos activos. En la hojarasca reciente, aún poco lavada, el *p*H es frecuentemente algo superior que en el estrato inferior a ella. Sobre un substrato calcáreo se da generalmente un cambio repentino del *p*H, sobre todo entre el estrato de humus y el suelo mineral, tal como puede observarse en la tabla 31.

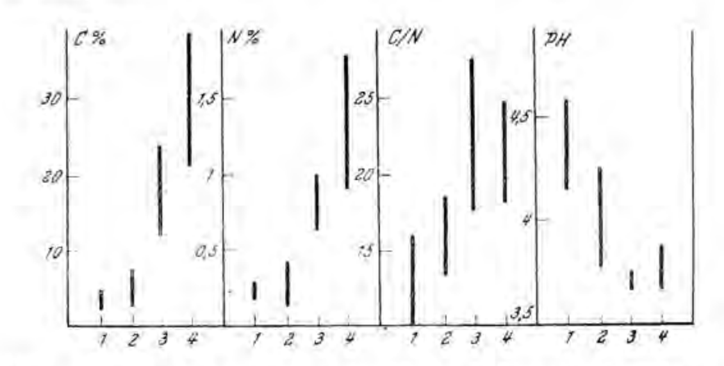


FIG. 202. Humus y *p*H en el suelo de comunidades de bosques planifolios en la Europa media: *1 Pruno-Fraxinetum, 2 Querco-Carpinetum luzuletosum, 3 Querco-Betuletum, 4 Querco-Betuletum molinietosum* (según LEMÉE y col.).

TABLA 31. *Perfil del* pH *de algunas asociaciones forestales y arbustivas*

Rhododendro-Vaccinietum

Media de ocho perfiles en los Alpes centrales (PALLMANN y HAFFTER, 1953)

A_0	A_1	A_2	B	C	(podsoles férricos alpinos)
4,1	4,0	4,5	4,8	5,1	

Querco-Carpinetum

Medidas en la meseta suiza (ETTER, 1943)

	bA_1	bA_2	bB	BC y C
Q.C. luzuletosum (202 medidas)	5,3	5,1	5,2	6,2 (tierras pardas)
Q.C. aretosum (258 medidas)	6,1	6,3	6,7	7,2 (tierras pardas)

Quercetum ilicis galloprovinciale

Media de ocho perfiles del sur de Francia (BR.-BL., 1936)

A_0	A_1	trB_1	trB_0	(tierras rojas)
5,5	7,4	7,7	7,8	

Quercetum galloprovinciale pubescentetosum

Media de diez perfiles del Languedoc (BR.-BL. y KIELHAUSER)

A_0	bA_1	bA_2	BC	(tierras pardas ligeramente podsolizadas)
5,9	6,7	6,2	6,0	

Oscilaciones anuales del *p*H. Suelen ser relativamente pequeñas, con excepción del estrato de mantillo (A_0), cuyo *p*H puede estar sometido a grandes oscilaciones como consecuencia del proceso de descomposición del follaje.

En el *Populetum albae* del sur de Francia (Fig. 203), el *p*H del agua corriente y freática depende de las precipitaciones. Al máximo de lluvia le corresponde el *p*H más bajo (TCHOU, 1949).

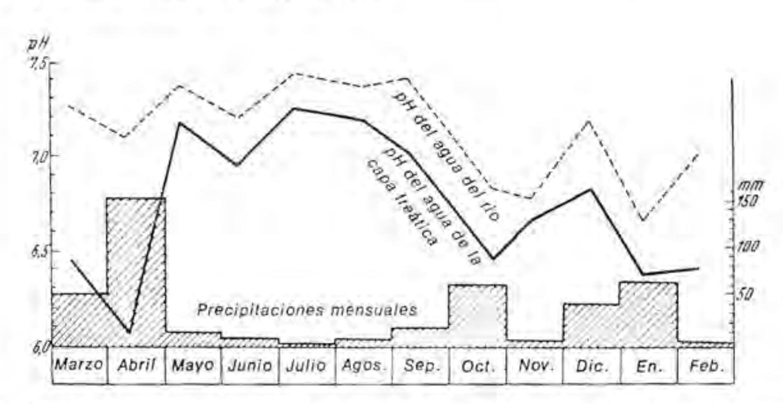


FIG. 203. Precipitaciones mensuales y *p*H del agua corriente y de la capa freática en el *Populetum albae* de Montpellier (de TCHOU, 1949).

El aporte de agua influye también sobre el pH del suelo; los valores máximos se dan en verano (Fig. 204). Las variaciones mensuales del pH de la hojarasca en los perfiles de dos bosques de los *Fagetalia,* según DIEMONT (1938), están representadas en la figura 205.

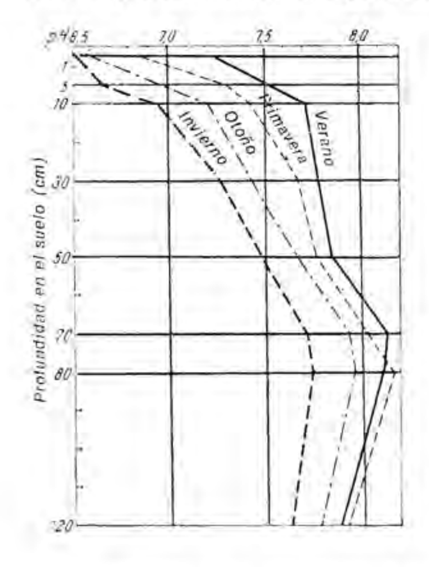


FIG. 204. Curvas del perfil del pH en el *Populetum albae* de Montpellier en distintas estaciones (de TCHOU, 1949).

El pH del agua presenta claras relaciones con el contenido en ácido carbónico, de modo que un mismo río puede presentar diferentes valores de pH en el agua estancada o corriente. Mientras que en los remansos no se dan variaciones de pH a lo largo del día, éstas pueden ser significativas en los rápidos (figura 206).

Las variaciones en el pH del agua están muy influidas por la asimilación de carbono por parte de las plantas acuáticas flotantes. En un estanque danés, po-

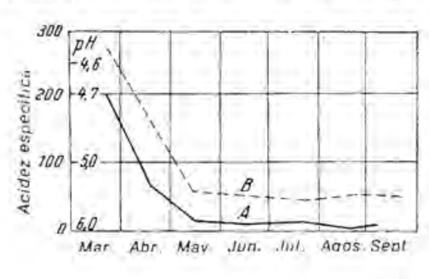


FIG. 205. pH de la hojarasca en el *Fagetum allietosum* (*A*) y en el *Querco-Carpinetum dryopterietosum* (*B*) en el NW. de Alemania (según DIEMONT, 1938).

blado por poblaciones continuas muy espesas de *Elodea,* descendió lentamente el pH de 8,8 a 10 cm de profundidad en el agua, hasta 6,8 en el limo a 50 cm de profundidad (IVERSEN, 1929).

Al disminuir la intensidad de la luz, desciende la actividad asimiladora, y en el fondo las hojas están muertas.

El poder amortiguador del suelo favorece la estabilidad de las comunidades vegetales y *retarda las variaciones en la vegetación determinadas por el pH.* La vegetación ha de estar ajustada a oscilaciones considerables del pH en los sue-

los de poder amortiguador bajo; la amplitud de pH de los habitantes de estos suelos es muy amplia; el factor pierde importancia electiva.

El poder amortiguador de los suelos de diferentes comunidades vegetales puede ser muy distinto, tal como se ha demostrado en los Alpes (BR.-BL. y JENNY, 1926). El de mayor poder amortiguador fue el suelo húmico carbonatado de *p*H 7,2 bajo un *Caricetum firmae,* algo menor el suelo del *Elynetum,* con *p*H de 5,5, y todavía menor el suelo de un *Caricetum curvulae,* con un *p*H de 5,3. Los podsoles bajo el *Rhododendron-Vaccinietum* se mostraron mal amortiguados.

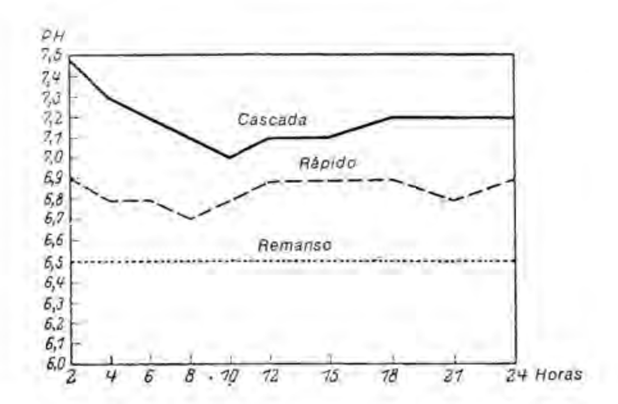


FIG. 206. *p*H de aguas corrientes y estancadas en un río a distintas horas del día (según COWLES y SCHWITALIA, 1923).

ZOBRIST (1935) trata muy detalladamente el poder amortiguador de distintas comunidades de turbera baja. ELLENBERG (1939) ha deslogaritmado las cifras de *p*H y ha expresado la acidez en mgH/litro para conseguir una representación gráfica del poder amortiguador. De este modo se manifiestan más las diferencias en la concentración de iones H.

Las curvas del poder amortiguador del suelo de tierra roja de la garriga mediterránea con *Brachypodium ramosum* muestran que estos suelos están débilmente amortiguados frente a los ácidos y algo más frente a las bases (BHARUCHA, 1933).

d) NUTRIENTES DEL SUELO Y VEGETACIÓN

Aquí deben tratarse sobre todo las relaciones entre las disponibilidades de nutrientes del suelo por una parte y la vegetación por otra. Sin embargo, no podemos profundizar mucho en la significación fisiológica de cada uno de los nutrientes; MENGEL, 1961; SCHEFFER y WELTE, 1955, y HOAGLAND, 1948, por ejemplo, realizaron revisiones acerca de este tema. Nosotros nos limitamos a aquellos elementos que han demostrado ser especialmente importantes en relación con cuestiones fitosociológicas.

Calcio. El calcio constituye un elevado porcentaje de la corteza terrestre sólida. En los silicatos primarios se encuentra sobre todo en las plagioclasas básicas y además en las augitas corrientes, en la dialaga y algo menos en las horn-

blendas. Conforme a esto, entre las rocas magmáticas son especialmente ricas en Ca la augetita y la hornblendita, el gabro, la diabasa y el basalto, la diorita, la porfirita y la andesita, la cuarzodiorita y la cuarzoporfirita. Las rocas calizas son muy ricas en Ca, pues pueden contener más de un 99% de CO_3Ca (por ejemplo, el mármol del Alb de Suavia, las calizas del Malm y cretácea del Jura), el yeso ($SO_4Ca \cdot 2H_2O$), así como la dolomita ($(CO_3)_2CaMg$) y la marga (roca arcillosa rica en cal). Los fosfatos de Ca, entre ellos el apatito, son minerales de Ca importantes. El Ca se encuentra también en la dotación de intercambio de los coloides del suelo. En los suelos de rendzina puede ascender su proporción a más de un 90%.

El Ca del yeso, muy soluble, es fácil de asimilar por las plantas, y le sigue el de las rocas carbonatadas, que después de captar ácido carbónico se disuelven bien en forma de bicarbonatos y el Ca pasa a la dotación de intercambio de los coloides del suelo.

No existe ninguna relación entre las necesidades de Ca de las plantas y su presencia en suelos con distintos contenidos en Ca (véase también BHARUCHA y SATYARRARAYAN, 1954). Muchas plantas absorben mucho más Ca que el que necesitan. El exceso lo excretan en forma de sales insolubles, en especial oxalato cálcico. De los datos de análisis recopilados por ILJIN (1937) puede deducirse que las especies calcícolas preferentes y exclusivas contienen cantidades sustancialmente mayores de Ca que las especies que lo rehúyen, si bien en ambos grupos se presentan grandes diferencias.

Así, *Alyssum saxatile* contiene 21,5 mg de Ca por cm^3 de jugo celular, mientras que *Sesleria coerulea,* especie también calcícola exclusiva, sólo contiene 1,2 mg. Aunque sólo se haya investigado un pequeño número de especies acusadamente calcífugas, se sabe que *Agrostis canina* contenía 1,23 mg y *Calluna,* 1,11 mg de Ca. Hay también especies que al parecer regulan su contenido en Ca, ya que en los substratos más diversos almacenan unas cantidades bastante constantes.

Un exceso de Ca supone en algunas plantas una inhibición en la absorción de potasio; más aún, puede ser perjudicial por inhibir el desarrollo normal de los procesos fisiológicos.

Efectos indirectos del calcio. El Ca influye en gran manera sobre las condiciones fisicoquímicas del suelo y, por tanto, indirectamente sobre la vegetación. Actúa sobre la floculación de los coloides del suelo, por lo que favorece la formación de agregados, la circulación del agua, la aireación y mejora las condiciones térmicas del suelo.

Los suelos ricos en carbonato cálcico tienen siempre una reacción más o menos neutra o alcalina, ya que el CO_3Ca neutraliza los ácidos. Pero el aumento del contenido en cal no provoca ningún aumento de la alcalinidad, ya que la reacción no depende del contenido total en carbonato, sino de los iones en solución.

Un suelo del *Schoenetum ferruginei*, cuyo *p*H fue de 7,3, tenía un contenido en CO_3Ca del 0,1%, y otro, también de pH 7,3, tenía un contenido del 86,3% (ZOBRIST, 1935).

La reacción neutra proporciona las condiciones vitales más favorables para los organismos del suelo (bacterios, lombrices, etc.); favorece pues los procesos de transformación química en el suelo (actividad biológica).

Especies calcícolas[1]. Aquel que llega a Europa meridional desde la Europa media y septentrional comprobará maravillado que algunas especies calcícolas en tierras septentrionales prosperan también en suelos pobres en cal o sin ella. Así, algunas de las especies citadas como calcícolas exclusivas por EKLUND (1946) en Finlandia, como *Androsace septentrionalis, Fraxinus excelsior* y *Veronica beccabunga,* dejan ya de serlo en Suiza, y otras especies, como *Carex distans* y *Brachypodium silvaticum,* entre otras, se encuentran más al Sur, también en suelos sin cal. En este caso se trata de especies basófilo-neutrófilas que en los países nórdicos encuentran el *p*H apropiado sólo sobre cal, pero que en el Sur lo hallan también en suelos sin cal.

Si se asegura la reacción neutra o básica, muchas de estas especies prosperan también sobre suelos silíceos prácticamente desprovistos de calcita (véase también BRENNER, 1930; ISSLER, 1938). VOLK (1935) explica la presencia de *Pulsatilla vulgaris, Anemone silvestris* e *Hippocrepis comosa* sobre un substrato sin calcita junto a Wurzburgo por la reacción neutra o básica del suelo. Así mismo, los esfagnos, considerados como «calcífugos» parecen ser más sensibles a la basicidad que a los iones Ca (en baja concentración; PAUL, 1908; MEVIUS, 1921); ILJIN (1925) pudo demostrar que *Vincetoxicum officinale* es una planta que soporta muy bien los iones Ca, pero que es muy sensible a la alcalinidad.

Las plantas xerofíticas van más ligadas a los suelos cálcicos en su límite septentrional, sólo porque éstos les proporcionan unas condiciones físicas favorables (calentamiento, suministro de agua, aireación). Desde FLAHAULT (1893) se ha mencionado mucho esta circunstancia (véase, entre otros, ANDERSSON y HESSELMAN, 1910; DUCHAUFOUR, 1960) y sólo desde este punto de vista puede hablarse de una sustitución del suelo cálcico por factores físicos.

FLAHAULT (1893) da una lista de especies consideradas como calcícolas exclusivas en el norte de Francia y que en los Cevenes se han encontrado también en suelos pobres en cal. Las especies calcífilas de MELTZER y WESTHOFF (1942) en Holanda, aparecen también en Europa meridional sobre suelos sin cal.

De un modo semejante se comportan las especies de tan gran importancia sociológica *Fagus silvatica, Quercus pubescens* y *Bromus erectus,* que en los países meridionales viven sobre cualquier suelo (cálcicos, neis ácidos y granitos) y sobre suelos pobres en cal forman poblaciones extensas. Sin embargo, *Bromus erectus* se cuenta ya como planta calcífila en la Europa media y debido a la estrecha concordancia entre la presencia de calizas cretáceas y la distribución del haya en Inglaterra y otros lugares algunos autores han concluido que existe una dependencia directa del árbol con respecto a las características químicas del substrato.

Parece que no se presenta el caso contrario, que especies calcícolas de Europa meridional puedan medrar en suelos sin cal más al Norte.

Sobre las rocas dolomíticas ($(CO_3)_2CaMg$) y de yeso ($SO_4Ca \cdot 2H_2O$) ricas en Ca, se encuentra también una vegetación calcífila. La vegetación propia de las dolomitas se tratará con más profundidad en la página 355. Sobre las rocas silíceas ricas en Ca, gabro y basalto, se encuentra una vegetación calcífila en los primeros estadios de la formación del suelo, pero estos suelos se acidifican más deprisa que los suelos formados sobre calizas, dolomitas o yesos.

TERAO (1961) estudia las plantas calcífilas del Japón.

---

[1] Bajo «cal» se entiende normalmente CO_3Ca (carbonato cálcico, calcita). Sin embargo, «cal» se aplica también a Ca^{2+}. Así, los mineralogistas hablan, por ejemplo, de feldespatos sódico cálcicos, y los fisiólogos de requerimientos de cal en las plantas. Por desgracia, en algunos trabajos no está claro lo que se entiende por cal.

Resumiendo:

Las especies calcícolas exclusivas requieren un substrato rico en Ca para su vitalidad normal; las calcífilas preferentes prefieren, por algún motivo, un substrato cálcico.

Las especies calcífugas son en parte especies que se ven perjudicadas o que ven inhibido su desarrollo por un exceso de Ca, y en parte son especies acidófilas que sólo crecen sobre suelos ácidos.



FIG. 207. Fase inicial del *Caricetum firmae* (*Seslerion coeruleae*) que predomina en el Munt la Schera, Parque Nacional Suizo, 2600 m, sobre un pedregal calcáreo. (Foto TREPP.)

Comunidades calcícolas. Lo mismo que de especies, puede hablarse también de asociaciones calcícolas. En sentido estricto son calcícolas muchas comunidades de regiones áridas, de los países nórdicos y de las montañas: el *Xerobromion* de la Europa media y occidental, el *Elynion* de los Fjeld nórdicos, el *Seslerion coeruleae,* el *Caricion ferruginei,* el *Festucion scopariae,* así como los *Thlaspietalia rotundifolii* de los Alpes y los Pirineos, el *Caricion davallianae* de Europa media, el *Potentillion caulescentis* de Europa media y meridional y muchas otras.

La asociación de *Cratoneuron commutatum* y *Arabis bellidifolia* en distintas variantes pertenece a los acompañantes constantes de las fuentes frías, ricas en cal de los Alpes y los Pirineos.

En las regiones semiáridas se encuentran también muchas especies y comunidades vegetales que sólo se presentan sobre suelos ricos en cal, o sólo en los que no tienen cal. Ligados a suelos sin cal están, por ejemplo, el *Cistion ladaniferi* que cubre grandes extensiones, así como el *Tuberarion guttatae* de los mismos países, excepcionalmente rico en especies.

Por el contrario, el *Therobrachypodion*, el *Aphyllanthion*, el *Rosmarino-Ericion*, el *Ononidion striatae*, etc., de Europa meridional son totalmente calcícolas. Todas estas comunidades son indicadores excelentes del contenido en cal de los suelos.

Aún más calcícolas, si cabe, son ciertas comunidades de criptógamas. MOTYKA (1926) ha descrito una serie de comunidades de líquenes en el Tatra (asociación de *Lecanora lamarckii*, subasociación de *Verrucaria calciseda*, asociación de *Lecanora reuteri*, entre otras) y también ED. FREY (1959) señala la división tajante entre asociaciones de líquenes calcícolas y calcífugas. En todas las regiones calcáreas se encuentran comunidades semejantes, las cuales llegan hasta las cimas de los Alpes.



FIG. 208. Extensa *maquia* de *Cistus ladaniferus* como «fire climax». Sobre suelos descalcificados en la Serra Arrábida, junto a Lisboa. (Foto LETSCH.)

Ya que gran número de comunidades vegetales prosperan exclusivamente sobre suelos muy ácidos, que están prácticamente sin cal, las comunidades acidófilas serán siempre también calcífugas. Por el contrario, en las regiones semiáridas se dan comunidades calcífugas, pero no acidófilas, que soportan una reacción neutra o débilmente alcalina.

Se presentan unas mezclas sorprendentes de especies calcícolas y calcífugas en un espacio muy pequeño cuando pequeños terófitos enraízan en el estrato superior de humus sin cal, de pocos centímetros de grosor, de un suelo cálcico, así, por ejemplo, en el *Jasioni-Festucetum vallesiacae* de Valais (BR.-BL., 1961).

Especies y comunidades precipitadoras de cal. La cal disuelta en el agua en forma de bicarbonato precipita si hay una disminución en el ácido carbónico;

las plantas lo desprenden. Algunas plantas acumulan grandes cantidades de carbonato cálcico en sus almohadillas y entre sus vástagos.

En las fuentes ricas en cal son especialmente musgos: *Bryum gemmiparum, Gymnostomum calcareum, Eucladium verticillatum, Cratoneuron commutatum, C. falcatum,* etc., que forman almohadillas y tapices incrustados de CO_3Ca. Asociaciones formadoras de tobas son las de *Adiantum capillus-veneris* y *Eucladium* de Europa meridional y el *Caricetum brachystachidis* de los Alpes.

Según MAGDEBURG (1932), comunidades de algas ordenadas en estratos participan en la precipitación biógena de cal en cuevas. Participa el *Haplosiphonetum* pobre en especies, que construye toda la toba esquelética y un *Chroococcetum* con *Chroococcus turgidus* y especies de *Aphanothece, Gloeocapsa* y *Gloeothece.*

Según JAAG (1945) todas las algas que consumen CO_2 son seguramente capaces de precipitar cal.

Las caráceas juegan un papel importante como formadores de toba lacustre. *Chara* no puede vivir sin suministro de Ca (VOUK, 1929). *Chara crinita,* en las aguas salobres estancadas, es la que almacena cantidades extraordinarias de carbonato cálcico. Constituye el estrato inferior de diversas comunidades palustres del sur de Francia y allí puede acumular anualmente hasta 850 g de CO_3Ca por metro cuadrado de superficie. Suelos tan sobrecargados de cal sólo pueden ser habitados por un número limitado de comunidades vegetales basífilas (*Schoeno-Plantaginetum crassifoliae,* varias asociaciones del *Juncion maritimi,* todas las comunidades de *Cladium mariscus* y algunas ricas en *Schoenus nigricans*).

La vegetación acuática macrofítica y las comunidades planctónicas reaccionan también intensamente frente al contenido en cal del agua. La asociación calcífuga oligotrófica de *Isoëtes echinospora* (con *Isoëtes echinospora, I. lacustris, Subularia,* etc.), una joya de los lagos de los Vosgos y de la Selva Negra, no se encuentra en las aguas duras, ricas en cal, de las regiones prealpinas y no vuelve a aparecer hasta el pie meridional de los Alpes en el Tesino (sin *Subularia*).

Magnesio. El magnesio, como el Ca, es uno de los principales constituyentes de la corteza terrestre. El Mg se encuentra en los silicatos primarios, sobre todo en el olivino, la biotita, las augitas y las hornblendas. Entre las rocas magmáticas, la peridotita es la que tiene el mayor contenido en Mg (40%); la augitita, la hornblendita y el gabro y el basalto tienen también un elevado contenido en Mg y algo menor la sienita y la diorita. La serpentina y el talco son minerales secundarios de la arcilla ricos en Mg, y las cloritas contienen también relativamente mucho Mg. La dolomita $(CO_3)CaMg$ está ampliamente extendida.

En los silicatos el Mg está unido octaédricamente y esta unión es significativamente más estable que la del Ca. La dolomita es menos soluble que la calcita; la magnesita (CO_3Mg) es más soluble, pero carece prácticamente de importancia. El Mg se encuentra a disposición de las plantas, sobre todo en la dotación de intercambio; algo menos asequible es el que está unido a los formadores de humus.

Los suelos salinos de las regiones áridas contienen en parte cloruro o sulfato de magnesio.

Los síntomas de deficiencia en Mg en las plantas aparecen sobre todo por un exceso en K. La acción tóxica del Mg se ve disminuida sobre todo por el Ca.

Vegetación serpentinícola. WHITTAKER (1954) ha resumido los problemas concernientes a la vegetación de las serpentinas. Según TSCHERMAK-BECKE, la serpentina contiene por término medio:

$$43{,}5\% \ MgO, \quad 40{,}5\% \ SiO_2, \quad 13\% \ H_2O$$

En muy pequeñas cantidades aparecen: Al_2O_3, MnO, Na_2O y K_2O. El Ca está casi siempre en cantidades variables, lo mismo que el Zn y el Cr.

Por ello, los suelos serpentínicos soportan, junto a especies indiferentes, otras muchas calcícolas preferentes y exclusivas (en los Alpes, *Trisetum distichophyl-*

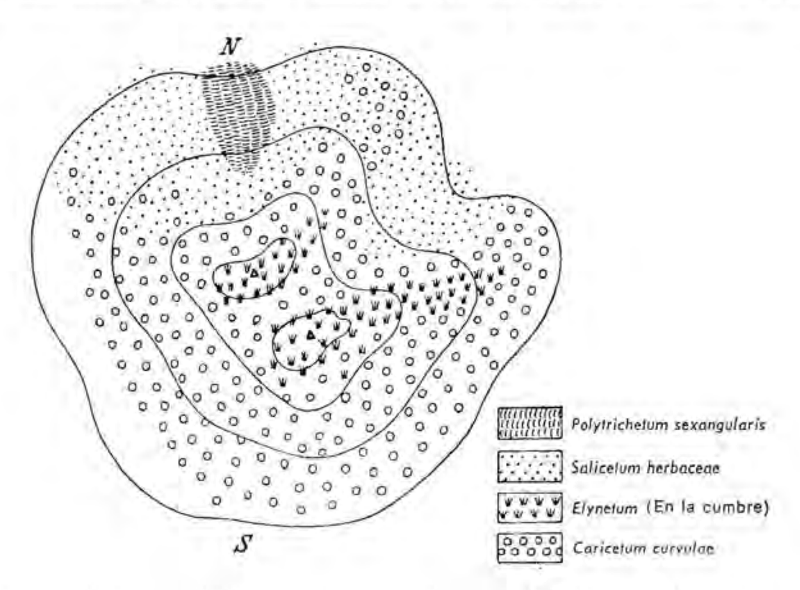


FIG. 209. Asociaciones acidófilas sobre serpentinas en el Ochsenkopf, en Parpan, Alpes suizos, 2400 m (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

lum, Cerastium latifolium, Ranunculus parnassifolius, Oxytropis montana, Rhododendron hirsutum, Doronicum grandiflorum, Leontopodium alpinum, etc.). También es posible una sustitución de los iones Ca por iones Mg.

A lo largo de su desarrollo, los suelos serpentínicos bastante desarrollados, arcillosos, con su estrato superior acidificado, van siendo asiento de una cubierta vegetal acidófila (Fig. 209).

En las altas montañas faltan los especialistas de la serpentina. Según BJÖRKMAN (1937), la vegetación de las magnesitas de las montañas del norte de Suecia coincide también con la de los terrenos calizos.

Los especialistas en serpentinas desaparecen también en localidades inferiores al iniciarse la formación del suelo y muy pronto se instala el pastizal seco correspondiente al sinecosistema. En Kraubath es ésta una asociación particular que pertenece al *Stipo-Poion xerophilae,* el *Armerio-Potentilletum arenariae,* caracterizado por *Dorycnium germanicum, Armeria elongata, Silene otites* y *Achillea collina* y donde dominan *Koeleria gracilis, Potentilla arenaria* y *Festuca ovina* ssp.

El estrato superior del suelo está acidificado, mientras que los estratos inferiores son casi siempre alcalinos.

KRAUSE y LUDWIG (1957) estudian la vegetación de los suelos serpentínicos de Bosnia, PICHI-SERMOLLI (1948) la de Italia media y LÄMMERMAYR (1927, 1928), EGGLER (1955) y BR.-BL. (1961), entre otros, la del valle del Mur en Estiria.

Las verdaderas plantas especializadas en suelos serpentínicos en la Europa media se observan siempre limitadas a suelos brutos y grietas de rocas. Se puede diferenciar una alianza serpentinícola (*Asplenion serpentini*).

En Gulsen junto a Kraubath (Estiria) se hallan reunidos sobre unos pocos metros cuadrados del acantilado de serpentina casi perpendicular:

+.2	*Nothochlaena marantae*	+	*Koeleria gracilis*
+.2	*Asplenium adulterinum*	+	*Alyssum montanum*
+.2	*Asplenium ruta-muraria*	+	*Erysimum silvestre*
+	*Sempervivum hirtum*	+	*Potentilla arenaria*
+	*Sedum telephium*	+	*Genista pilosa*

Esta asociación de *Nothochlaena* y *Sempervivum hirtum* puede calificarse como una comunidad serpentinícola típica. Un análisis de estas serpentinas dio un 37,09% de MgO y un 1,32% de CaO.

VON SOÓ (1959) cita también asociaciones pertenecientes a la alianza del *Asplenion serpentini* en Moravia y Panonia.

Como plantas serpentinícolas características pueden considerarse únicamente las que se limitan exclusivamente a la serpentina (y la magnesita). A ellas pertenecen los helechos *Asplenium adulterinum* y *A. cuneifolium* extendidos de un modo muy discontinuo sobre una gran parte de Europa.

En la mitad sur de la Europa media hay además algunos especialistas en serpentinas que deben considerarse como neoendemismos (*Dianthus capillifrons, Sempervivum pittonii, S. hillebrandtii*), mientras que más al Sur, en Yugoslavia, no sólo se encuentran pequeñas razas sistemáticas, «serpentinomorfosis» de plantas de prados y bosques, sino también algunas especies serpentinícolas bien determinadas, que indican un origen antiguo. Deben mencionarse especialmente como reliquias la boraginácea *Halacsya sendtneri* y *Potentilla visiani* (grupo *Tanacetifoliae*) que en Europa está totalmente aislada desde el punto de vista morfológico.

La asociación de líquenes *Aspicilietum ochraceae*, descrita por KRAUSE y KLEMENT (1962), en Bosnia y de la isla de Eubea, es exclusiva de las serpentinas. Como especies características citan: *Aspicilia ochracea, Caloplaca festiva, Aspicilia verruculosa, A. crusii, Placodium subcircinatum, Rhizocarpon sphaericum.*

Los suelos de serpentinas son muy pobres en nutrientes. El contenido en cal y las coloraciones oscuras proporcionan, sin embargo, condiciones térmicas favorables, por lo que la vegetación serpentinista incluye con cierta frecuencia especies termófilas meridionales para la región en cuestión, que deben considerarse en parte como relictuales.

Así, el bonito helecho sureuropeo *Nothochlaena marantae* tiene su avanzadilla septentrional en Europa sobre suelos de serpentinas en Gurhofgraben junto a Melk cerca del Danubio y junto a Mohelno en el suroeste de Moravia.

Sin embargo, no son las condiciones físicas del suelo las que determinan la singularidad de la vegetación de las serpentinas, sino que se debe en primer lu-

gar a la mayor proporción de Mg con respecto al Ca (Mg:Ca$>$1) en la roca y quizá también al relativamente alto contenido en Zn y Cr. Un contenido elevado en Mg no tiene ningún efecto si al mismo tiempo el contenido en Ca también es elevado.

Las verdaderas plantas serpentinícolas almacenan grandes cantidades de Mg. En efecto, las cenizas de la variedad de *Biscutella laevigata* de Gurgraben contienen un 28% de Mg y *Asplenium cuneifolium* un 31,22% (EBNER, citado en KRETSCHMER, 1931), mientras que las de *Ilex aquifolium*, por ejemplo, sólo dan 12,34% (CANALS, 1920).

La mayoría de las plantas serpentinícolas perennes tienen un sistema radical enormemente desarrollado, mientras que las partes aéreas del vegetal son más bien raquíticas y muchas veces florecen y fructifican mal.

Vegetación dolomitícola. La dolomita es un cuerpo cristalino mixto de CO_3Ca y CO_3Mg, más difícilmente soluble que el CO_3Ca, que presenta esencialmente vegetación del mismo carácter que la caliza compacta. La acción de los iones Ca parece tener una influencia predominante en los substratos dolomíticos. La cuestión de si las especies dolomíticas —las hay sin ninguna duda— requieren en cantidades importantes Mg asociado con Ca para su desarrollo, o si se mantienen sobre los suelos dolomíticos por otros motivos, tiene que quedar sólo planteada.

Gran número de especies dolomitícolas pueblan las sierras españolas, los Cevenes meridionales y los Alpes meridionales. En algunos casos puede explicarse la limitación a un substrato dolomítico debido a que se trata de reliquias. No pocas de estas plantas son reliquias endémicas de edad terciaria, que se presentan en áreas muy limitadas (*Armeria juncea, Saxifraga cebennensis, Hieracium stelligerum, Kernera auriculata* de los Cevenes, *Asplenium seelosii, Kernera alpina* de los Alpes calcáreos meridionales). Son pobladores exclusivos de suelos brutos de rocas o pedregales. Tan pronto como se inicia la humificación sobre la roca dolomítica o sobre la arena de meteorización, el suelo pierde sus caracteres específicos y sus horizontes superiores no se diferencian prácticamente de los de humus mull, ricos en bases, propios de los suelos cálcicos. Sin embargo, en las regiones húmedas los suelos dolomíticos se acidifican también lentamente y se instaura finalmente en ellos una vegetación calcífuga acidófila.

SENDTNER (1854) subrayó ya la presencia de «plantas silicícolas» sobre substratos dolomíticos. En el trabajo de BR-BL. y JENNY (1926) pudo aclararse la causa de este hecho.

Comunidades vegetales de los suelos dolomíticos brutos son, entre otras, la asociación de *Potentilla caulescens var. cebennensis* y *Saxifraga cebennensis* propia de las grietas de las rocas y las facies del Tirol meridional de la asociación de *Androsace helvetica* (BR-BL., 1915, 1926); también la asociación muy bien delimitada y vivamente coloreada de *Armeria juncea,* especie endémica, acompañada de *Arenaria capitata, Alyssum montanum var. psammeum,* etc., muy característica de los «Causses» del sur de Francia y el *Phleo-Sedetum anopetali* de las arenas dolomíticas del Bajociense y Batoniense en el Languedoc.

Como especialistas dolomitícolas muy típicos se presentan además algunas comunidades de organismos adheridas a las rocas. Según MOTYKA (1926), la dolomita, las calizas y las margas del Tatra albergan asociaciones de líquenes muy distintas. La vegetación liquénica de la dolomita es mucho más escasa y pobre en especies que la que se desarrolla sobre caliza, tal como muestran también las investigaciones de DIELS (1914) en las dolomitas del Tirol meridional. Ade-

más, la vitalidad de las especies está muy disminuida sobre las dolomías. Ello debe estar relacionado con el tipo de meteorización de la roca; según MOTYKA el quimismo es decisivo. Las asociaciones liquénicas de las dolomitas en el Tatra son la asociación de *Thelidium cf. aenovinosum* exclusiva de las rocas dolomíticas rezumantes y la asociación de *Opegrapha saxicola,* que quizá se presenta también sobre calizas.

Asociaciones dolomitícolas típicas son las comunidades de algas epi y endolíticas de las grietas de dolomitas en el Tirol meridional, descritas por primera vez en detalle por DIELS (1914). En las paredes verticales del Schlern aparecen estas comunidades de criptógamas claramente estratificadas según sus requerimientos de luminosidad. La superficie de la roca está recubierta por un *Scytonemetum* en el que dominan *Scytonema crassum* y otras especies de *Scytonema* en extensiones hasta de 0,5 mm de largo. Bajo la cubierta de *Scytonema* se encuentra un *Cyanocapsetum,* que debe considerarse previo y premisa del *Scytonemetum.* El *Cyanocapsetum* forma las «líneas de tinta» características de las paredes dolomíticas (véase también pág. 171). JAAG (1945) encontró también frecuentemente la misma comunidad en rocas dolomíticas y calizas de los Alpes suizos y del Jura.

Junto a las comunidades epilíticas o superficiales, que soportan una iluminación intensa y una gran desecación, se presentan también poblaciones típicamente endolíticas de algas que penetran hasta 8 mm en el interior de las finísimas fisuras, invisibles a simple vista. Muy cerca de la superficie de la roca se componen de *Trentepohlia* de color anaranjado y más al interior, donde la luminosidad es muy débil, de formas de *Gloeocapsa* pequeñas e incoloras, que al romper la roca con el martillo aparecen como bandas verdes. La cuestión de la dependencia de estas asociaciones de algas con respecto al carbonato magnésico como substrato requiere aún una demostración más precisa.

Hierro. La proporción de hierro en la cubierta exterior de la Tierra es aún mayor que la del Ca. Los minerales primarios y las rocas magmáticas ricas en Mg, son también generalmente ricos en Fe, especialmente en Fe^{2+}. La nontronita es un mineral de arcilla que contiene Fe^{3+}. El hierro se presenta también en óxidos, hidróxidos y sulfuros (véase tabla 20).

En la meteorización de los silicatos es liberado el hierro. En los suelos con avenamiento normal se forman hidróxidos férricos prácticamente insolubles: limonita, lepidocrita y goetita, que al aumentar el avenamiento se convierten finalmente en óxido férrico: hematites. Los compuestos de hierro dan al suelo las coloraciones amarillentas hasta rojas o —en unión con el humus— marrones. En los suelos húmedos anaeróbicos aparecen las sales ferrosas, por ejemplo, sulfuro, fosfato (vivianita) y carbonato, que, lo mismo que la cal, se solubiliza en forma de bicarbonato. El Fe se encuentra también en la dotación de intercambio de los coloides del suelo, a los que está fuertemente ligado. El Fe forma con las moléculas orgánicas unos quelatos muy estables; éstos son en parte solubles y en parte insolubles.

Las plantas toman hierro en forma de Fe^{2+} y Fe^{3+} en forma iónica y también en forma de quelato. *Tienen a su disposición tanto más hierro cuanto más bajos sean el* pH *y el potencial redox del suelo.* Es posible que las plantas formen sustancias quelantes especiales que faciliten tanto la captación de hierro como su transporte en la planta.

Las plantas superiores son capaces de acumular cantidades considerables de óxido de hierro, que enriquece al mantillo al caer las hojas y las ramas.

Vegetación siderícola. Entre las plantas superiores no se conoce ningún especialista del hierro [1]. Sin embargo, un contenido elevado de Fe en el suelo no es normalmente perjudicial.

En efecto, los escombros de las minas de bauxita en Europa meridional no son desfavorables en ningún caso para el crecimiento de las plantas. Se implantan rápidamente las especies de los alrededores, plantas calcícolas y especies indiferentes. De forma especialmente abundante se extienden *Spartium junceum, Dorycnium suffruticosum, Euphorbia nicaeensis, Helichrysum stoechas* e *Inula viscosa.* La cubierta vegetal en los alrededores próximos de las minas de hierro en el Jura se compone únicamente de especies sin preferencias edáficas particulares y de especies calcícolas (CONTEJEAN, 1881). En las minas de blenda con hierro y pirita del norte de Italia hay grandes superficies sin vegetación. Como pioneros sobre los escombros ricos en óxidos de hierro aparecen especies calcífugas, como *Calluna, Agrostis canina* y *Silene rupestris,* así como la indiferente *Molinia coerulea* (GOLA, 1910). Sin embargo, presentan clorosis y escaso desarrollo.

Entre los microorganismos se encuentran algunos estrictamente siderícolas, los llamados ferrobacterios. Su acción bioquímica la trataremos más adelante (véase pág. 405).

Especies de *Leptothrix* recubren parcialmente, según MAGDEBURG (1932), los suelos y las paredes de algunas cuevas de Franconia. Con frecuencia se encuentran en la misma comunidad con algunas Croococáceas, sobre todo en el caso de *L. ochracea.*

Las aguas pantanosas pobres en nutrientes y ricas en humus llevan frecuentemente un precipitado floculento, rojo amarillento de ferrobacterios, mientras que el agua parece recubierta por una capa tornasolada de petróleo (tipo de aguas siderotróficas). En estas aguas se forma un material ferruginoso (See-Erz) que se ha empleado en los países escandinavos. Según BUTKEWITSCH, las especies de *Galionella* dan una coloración rojo ladrillo brillante o pardo rojiza a los estratos superiores limosos o arenosos de las costas septentrionales rusas.

En las conducciones de agua pueden desarrollarse comunidades de ferrobacterios y bacterios del manganeso, que pueden conducir a dificultades debido a un crecimiento masivo. También se hallan muy difundidas en ambientes naturales.

Los bacterios del hierro encuentran las condiciones vitales óptimas como componentes del plancton en el límite superior del estrato hipolímnico que no contiene oxígeno; especialmente abundantes son *Ochrobium* y *Leptothrix echinata,* a veces a razón de cientos de miles por cm^3 (RUTTNER, 1954).

Cobre. El cobre se presenta en el suelo sólo en forma bivalente. Además de encontrarse en los minerales procedentes de la roca madre, se halla sobre todo adsorbido por los intercambiadores de cationes. Tiene una gran tendencia a formar complejos y quelatos, y por ello está también con frecuencia muy fuertemente fijado en los suelos con un contenido elevado en materia orgánica. Cuanto más elevado sea el *p*H, menos disponible será para las plantas.

---

1 Según VIEILLARD (citado en LE JOLIS: *De l'influence chimique des terrains sur la dispersión des plantes,* París, 1861), las tierras rojas ricas en hierro de Nueva Caledonia deben poseer una flora particular (*Dammara ovata, Eutassa intermedia, Dacrydium caledonicum,* etc.) en comparación con los suelos pobres en hierro.

Vegetación cuprícola. Según DOUIN (1913), hay algunas hepáticas (*Gymnocolea acutiloba,* especies de *Cephaloziella,* entre otras) que son preferentes de los suelos con metales pesados, sobre todo cobre, mientras que los musgos medioeuropeos cuentan sólo con *Mielichhoferia nitida* como especie preferente del cobre. Sin embargo, según HERZOG, en los Andes deben presentarse gran número de especies de *Mielichhoferia* amantes del cobre.

ROBYNS (1932) describe la particular composición de la vegetación de los terrenos cúpricos en la alta Katanga (Congo). La verdadera vegetación cuprícola carece de árboles y sólo se presentan en ella pocos arbustos; las adaptaciones xerofíticas son frecuentes. Sobre los suelos con un contenido del 8 al 14% de cobre domina un herbazal muy abierto de 50 a 60 cm de altura; a medida que disminuye el contenido en cobre, se va implantando una vegetación más densa de hierbas y matas que alcanzan más de 1 m de altura. Se consideran plantas cuprícolas específicas en la alta Katanga: *Uapaca robynsi, Acalypha cupricola* (*Euphorbiaceae*); varias especies de *Triumfetta* (*Tiliaceae*); *Barleria variabilis, Justicia cupricola* (*Acanthaceae*); *Buchnera cupricola* (*Scrophulariaceae*); *Acrocephalus robertii,* varias especies de *Icomum, Tinnea obovata* (*Labiatae*), *Guttenbergia cupricola* (*Compositae*).

DUVIGNEAUD y DENAEYER-DE SMET (1960) han estudiado, en el Congo, además de los efectos del cobre, los del cobalto, manganeso y uranio sobre las plantas y las comunidades vegetales, y los han valorado desde el punto de vista fitosociológico. Diferencian metalófitos, que soportan grandes dosis de metales tóxicos, metalófilos, limitados principalmente a las zonas de transición que contienen metales en menor cantidad, y especies indiferentes, que soportan los metales, pero también se desarrollan sobre suelos normales.

Vegetación del cinc. El cinc en el suelo se comporta de un modo semejante al cobre. Las plantas del cinc se conocen desde hace mucho tiempo. En Europa media se ha considerado siempre *Viola calaminaria* como especie propia del cinc. LIBBERT (1930), SCHWICKERATH (1931), HEIMANS (1936) y TÜXEN (1937) han estudiado en los últimos decenios la vegetación de los suelos ricos en cinc.

Los siguientes datos se basan en observaciones de SCHWICKERATH (comunicación personal) en los alrededores de Aquisgrán: los suelos ricos en cinc contienen también la mayoría de las veces otros metales pesados, especialmente plomo y, en pequeñas cantidades, cobre. En los vaciaderos de minas el contenido en cinc es muchas veces tan elevado que permanecen sin vegetación. En los suelos con una vegetación característica del cinc se pudo reconocer un 0,33 a 4,57% de Zn y un 0,06 a 1,7% de Pb.

El Pb se absorbe sólo en cantidades muy pequeñas. JENSCH no encontró Pb en las cenizas vegetales, aunque en el suelo se encontraba hasta un 1,06% en forma de óxido de plomo. Sin embargo, el cinc se acumula en cantidades considerables; las cenizas de *Thlaspi calaminare* contienen un 21,3% de ZnO.

Los efectos del cinc dependen de la cantidad de carbonato cálcico que se presente simultáneamente. Los suelos ricos en cinc de los alrededores de Aquisgrán contienen siempre cantidades no despreciables de Ca y Mg, y tienen reacción básica, mientras que los del Harz son muy pobres en cal.

En los verdaderos suelos de cinc no hay vida arbórea ni arbustiva. El pastizal cubre un 90 a 100% del terreno, salvo en los estadios iniciales de las comunidades. La vegetación es semejante a la de los pastizales del *Bromion* y contiene un cierto número de plantas de dicha alianza, pero SCHWIKERATH la

ha separado acertadamente del *Bromion* debido a la presencia abundante de microespecies y variedades típicas de suelos con cinc. La alianza *Violion calaminariae* comprende dos asociaciones conocidas hasta el momento, una de las cuales, el *Violetum calaminariae*, pobre en especies, con las especies características *Viola calaminaria, Thlaspi alpestre var. calaminare, Armeria elongata var.* [1], *Silene vulgaris, Minuartia verna* y *Festuca ovina* en variedades especiales, ha sido investigada por SCHWICKERATH (1931) en los alrededores de Aquisgrán.

El *Armerietum halleri* de la zona de los bordes del Harz dado a conocer por DRUDE, LIBBERT y TÜXEN, es más pobre en especies y carece de *Viola calaminaria* y *Armeria elongata* y se añade *Armeria halleri* como especie característica.

Nitrógeno. La mayor parte del nitrógeno del suelo se encuentra en forma orgánica, sobre todo en prótidos y ácidos nucleicos (hasta el 50%). Los aminoácidos simples, amidas, bases púricas y pirimidínicas, así como los aminoazúcares, suponen tan sólo una pequeña parte (como máximo, del 5 al 10%). Aún no se sabe en qué compuestos se encuentra el N en los materiales húmicos. Una cierta cantidad de nitrógeno se encuentra fijado transitoriamente en los organismos.

Una pequeña proporción del nitrógeno aparece en el suelo en forma de nitrato y de amonio; ambos están fijados sólo débilmente en cuanto al intercambio iónico, y especialmente el nitrato es lavado fácilmente.

Por último, debemos citar el nitrógeno de la atmósfera del suelo, siendo allí su proporción semejante a la del aire atmosférico.

Mientras que los compuestos de nitrógeno de los organismos se descomponen con bastante rapidez, los del humus son relativamente estables. La descomposición de los compuestos de N puede estar inhibida por encontrarse ellos mismos, o los enzimas encargados de su descomposición, adsorbidos por los minerales de arcilla.

Las plantas sólo pueden tomar directamente el nitrógeno amoniacal o el de los nitratos, así como el de compuestos orgánicos muy sencillos. Gracias a la mineralización de los compuestos orgánicos que contienen nitrógeno se va formando continuamente nuevo amonio y nuevo nitrato; el nitrógeno atmosférico puede ser utilizado por organismos determinados. Por desnitrificación, por lavado y mineralización bajo condiciones anaerobias pueden darse, por otra parte, pérdidas de nitrógeno. El nitrógeno se transforma rápidamente en la mayoría de los suelos y el contenido en nitrato y amonio en un momento determinado no indica nada acerca del suministro de nitrógeno a las plantas.

Plantas y comunidades nitrófilas. El contenido en nitrato y amonio presente en un determinado momento en el suelo no cubre en absoluto las necesidades de las plantas. Los compuestos de nitrógeno asimilables han de ser suministrados constantemente por procesos microbianos. En lo que se refiere al suministro de N en la naturaleza, las plantas dependen casi totalmente de la actividad microbiana, en todo caso de un modo mucho más estrecho que con relación a los suministros de cualquier otro nutriente.

Los microorganismos biológicamente más importantes de la amonificación, nitrificación y desnitrificación están extendidos por toda la Tierra. Se ha demostrado su presencia tanto en los suelos árticos (PORSILD, 1930), como en el desierto de Arizona (MALLERY) y los suelos extremadamente desérticos del norte

[1] *Armeria elongata* vuelve a aparecer en las serpentinas del valle del Mur.

y del sur de Africa. Ni siquiera la ausencia casi total de agua en los suelos desérticos puede impedir completamente la vida bacteriana (véase pág. 183).

La tabla 32 indica la relación de los compuestos móviles de nitrógeno con respecto al nitrógeno total en distintos suelos forestales de Finlandia, así como con respecto al *p*H.

TABLA 32. *Tipo de bosque y contenido en nitrógeno del suelo* (según AALTONEN, 1925)

Tipo de bosque	*p*H	Porcentaje del contenido total de nitrógeno en la materia orgánica	Contenido en compuestos de nitrógeno móviles en forma de nitratos y sales amónicas en porcentaje con respecto al nitrógeno total	
			en la muestra original	después de dos meses de estar almacenado
Cladina	3,6	—	—	—
Calluna	4,2	1,495	0,220	1,075
Vaccinium	4,6	1,666	0,335	1,207
Myrtillus	4,8	1,796	0,383	1,819
Oxalis-Myrtillus	5,2	2,234	0,484	2,869
Oxalis-Majanthemum	5,0	2,795	0,551	4,425

Los compuestos de nitrógeno difícilmente atacables retardan la nitrificación. Según OLSEN (1921), los suelos de turbera baja, que en una primera investigación no dieron ningún contenido en nitrato, se enriquecieron en el transcurso de veinticinco días hasta 22 y 23 mg por litro de suelo. De aquí se desprende que de la cantidad de nitrato presente en un momento determinado no puede sacarse ninguna conclusión acerca del aprovisionamiento de las comunidades vegetales en nitrato. Los nitratos no son sólo absorbidos rápidamente por las plantas, sino que se lavan muy fácilmente por la lluvia y sólo puede demostrarse su presencia como trazas. El contenido en nitrato de un suelo está sometido, pues, a fuertes oscilaciones en el tiempo, sobre todo en los climas húmedos. Según DEMOLON (1952) pueden apreciarse en la nitrificación en suelos libres dos máximos (abril y octubre) y dos mínimos (invierno y verano).

Según esto, ni la cantidad total de nitrato presente en un momento determinado, ni la cantidad total de nitrógeno son índice del suministro de nitrógeno a las plantas, sino que lo es, en cambio, la capacidad de nitrificación del suelo. Bajo este término debe entenderse la cantidad de nitrato que se forma en un tiempo determinado. Deben también considerarse la amonificación y la desnitrificación.

Las investigaciones de OLSEN demuestran la dependencia de algunas especies con respecto a la capacidad de nitrificación del suelo. En efecto, la vitalidad intensa de las poblaciones de *Urtica dioeca* coincide siempre con una gran capacidad de nitrificación del suelo y parece que el buen desarrollo de la planta depende directamente de la nitrificación. Los suelos de *Urtica*, con buena nitrificación, contenían también, sin embargo, cantidades relativamente abundantes de ácido fosfórico (PO_4).

En la mayoría de los suelos de pradera y en muchos suelos forestales hay una nitrificación intensa. Comunidades particulares, como los bosques de *Alnus* ricos en plantas herbáceas y las arboledas herbosas del fondo de los valles de

Suecia, además de las comunidades de fontinales, se caracterizan por un contenido elevado en nitrato. El contenido máximo en nitrato lo mostraron especies del *Silybetum mariani* y del *Urtico-Sambucetum ebuli,* comunidades conocidas como indicadoras de nitrato (Br-Bl., 1952), mientras que las plantas de los prados del *Arrhenatherion* contenían menos nitratos. Hesselman (1917, pág. 40) vio que las comunidades de ventisqueros, con *Catabrosa algida, Poa alpina, Cerastium cerastoides, Saxifraga stellaris* y otras especies, eran ricas en nitratos. Parece que las corrientes de agua, ricas en oxígeno, favorecen siempre de un modo especial la nitrificación. Especies de la vegetación litoral halófila, como



Fig. 210. Cabaña alpina en el valle de Chaudefour (Auvernia) con una exuberante vegetación nitrófila (*Urtica, Rumex*). (Foto Bador, de Luquet, 1926.)

Atriplex y *Honkenya peploides,* dan igualmente en forma intensa las reacciones del nitrógeno. Por el contrario, todas las comunidades formadoras de humus bruto son pobres en nitratos. Aunque los nitrobacterios soportan un *p*H muy ácido, su actividad en medio ácido se ve muy disminuida. Los suelos de los bosques y landas ricos en *Calluna, Vaccinium* y *Empetrum* poseen siempre un poder de nitrificación bajo. Lo mismo parece ser válido para las turberas altas, mientras que las turberas bajas de *Carex* (y también todas las comunidades del *Molinion*) con aguas corrientes tienen una nitrificación intensa.

La formación de nitrato en el humus saturado de los bosques planifolios se realiza normalmente bien. Según Raunkiaer, *Anemone nemorosa* encuentra en los hayedos la mejor capacidad de nitrificación. La nitrificación es aún superior en los hayedos, robledales y alisedas con *Mercurialis perennis.* Las plantas almacenan en la sombra más nitrato que en condiciones de fuerte iluminación, las cuales aceleran la transformación del nitrato (véase Fig. 66, pág. 119).

En las montañas de la Europa media las asociaciones del *Adenostylion,* constituidas por megaforbios, van ligadas a suelos bien aireados, húmedos, débilmente ácidos o básicos con elevado contenido en nitrato.

Br.-Bl. y col. (1936, 1952) publicaron una revisión de las comunidades nitrófilas de la región mediterránea; Tüxen (1937) realiza lo propio en la del noroeste de Alemania y Oberdorfer (1957) en la del suroeste de Alemania. El número, desarrollo y riqueza en especies de estas comunidades aumentan con la aridez del clima desde la Europa occidental atlántica hacia las estepas de Eu-



Fig. 211. *Onopordetum acanthii* en un lugar de reposo de corderos junto a Dobrowlani, en el Dniester. (Foto Walas y Br.-Bl.)

ropa oriental. Estas comunidades están empobrecidas en las regiones húmedas, hecho que está relacionado con el intenso lavado del suelo determinado por el clima.

En la Europa media alcanzan gran desarrollo en las regiones secas de Turingia, de Checoslovaquia y de la cuenca de Viena; en los Alpes, sobre todo en los valles subcontinentales del sector interno del pino silvestre. En dirección hacia el Este, en el sureste de Polonia, Hungría, Rumania y en la región mediterránea, continúa aumentando su importancia.

El orden *Onopordetalia acanthii* debe considerarse como una comunidad nitrófila *originariamente natural, que se ha visto muy favorecida por el hombre y*

ha sido difundida por sus animales domésticos. Estas comunidades, muy afines entre sí, se presentan en las regiones secas de la Europa templada cálida, desde el norte de España hasta Ucrania. Algunas son florísticamente tan semejantes que resulta mejor considerarlas como subasociaciones del *Onopordetum acanthii*. Todas las especies importantes se presentan tanto en las subasociaciones de los Pirineos orientales, como en las centroalpinas, o en las podólicas (*Onopordon acanthium, Sisymbrium sophia, Bromus tectorum, Lappula myosotis, Cynoglossum officinale, Marrubium vulgare, Geranium pusillum, Malva neglecta,* etc.).

El *Onopordion arabici* sustituye al *Onopordion acanthii* en la estepa del Ebro en Aragón (véase BR.-BL. y BOLÒS, 1957).



FIG. 212. Colonias de *Peganum harmala* como indicadores del abonado en los alrededores de la tumba de un santón en Tozeur, Sáhara. (Foto HUECK, excurs. S.I.G.M.A.)

En la región mediterránea las asociaciones nitrófilas de los *Chenopodietalia* juegan un papel importante incluso desde el punto de vista fisionómico, y en las regiones esteparias de España y del norte de Africa las especies nitrófilas penetran en la mayoría de las comunidades. Especialmente llamativa es la abundancia, en los suelos ricos en nitrato, de la rutácea de aspecto exótico *Peganum harmala,* que rodea los marabuts del Sahara septentrional (véase Fig. 212).

Según el grado de nitrofilia puede diferenciarse una serie de «comunidades abonadas», más o menos nitrófilas, florísticamente relacionadas. Estas pueden utilizarse como indicadores de la capacidad de nitrificación del suelo. No debe olvidarse, sin embargo, que, a diferencia de las comunidades terofíticas, las comunidades de especies perennes poseen una gran inercia y en ciertos casos se mantienen incluso mucho tiempo después de que los factores determinantes del hábitat hayan sufrido variación. Desde la constitución del Parque Nacional Suizo (1912) no se utilizan los lugares para el reposo del ganado que allí había.

A pesar de ello, la composición de la vegetación de estos reposaderos ha variado poco durante este lapso de tiempo. Las poblaciones de *Rumex alpinus, Chenopodium bonus-henricus* y *Aconitum* han resistido hasta ahora la competencia, incluso donde el suelo tiene actualmente una reacción fuertemente ácida.

Las comunidades nitrófilas de líquenes se desarrollan en los lugares de reposo de aves y rumiantes, en rocas y piedras sobre las que abunda orina de corderos y cabras, y en lugares semejantes con abono excesivo.



FIG. 213. *Caloplacetum aurantiacae,* comunidad liquénica nitrófila (aposento de pájaros) en el Pic de Liausson, Hérault. (Foto JENNY-LIPS.)

Si los excrementos son demasiado abundantes, sólo podrán desarrollarse unas pocas especies, y muchas veces éstas viven miserablemente. Según el grado de nitrofilia, las comunidades liquénicas se ordenan frecuentemente en zonas muy marcadas. En los lugares de reposo de aves y rumiantes de los Alpes y el Tatra, sobre los picos fuertemente abonados de los bloques de silicatos habita el *Ramalinetum capitatae,* extremadamente ornitocoprófilo. Junto a *Ramalina capitata* crecen: *Candelariella vitellina, Physcia dubia, Umbilicaria cylindrica, Acarospora fuscata, Parmelia pubescens, P. encausta, P. isidiotyla, Lecanora polytropa, L. rubina* y *L. sordida.* FREY (1936) observó cantidades considerables de nitratos y ácido fosfórico (hasta 3,4% de N y 0,83% de P_2O_5) en la residencia del

Ramalinetum capitatae. Las superficies limítrofes algo inclinadas, a las que sólo llega nitrato gracias a la lluvia, están habitadas por el *Alectorietum chalybeiformis* con *Gyrophora cirrhosa, Lecanora frustulosa* y *L. melanophthalma.* Las superficies más inclinadas están ocupadas por la asociación de *Gyrophora cylindrica* y *Cetraria noermoerica.*

En las madrigueras de conejos situadas entre bloques de basalto del sur de Francia se encuentra una zonación semejante, aunque no tan marcada.

OCHSNER (1928, 1934) distingue, en las comunidades de líquenes, musgos y algas fijadas a las cortezas dos asociaciones marcadamente nitrófilas: el *Physcietum ascendentis,* amante de la luz y determinado por la llegada de polvo,

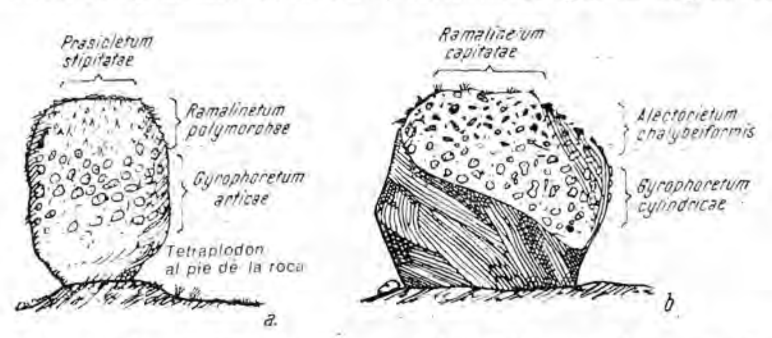


FIG. 214. Comunidades nitrófilas de líquenes. *a,* lugar de reposo de un ave de presa en las altas montañas del centro de Escandinavia (según GAMS, 1924); *b,* lugar de reposo de aves en el alto Tatra (dibujado según datos de MOTYKA, 1925).

rico en nitrato, de los caminos, y el *Parmelietum acetabulae,* que comprende varias subasociaciones y prefiere árboles más viejos con corteza medianamente agrietada. Ambas asociaciones y sus variantes se reúnen en la alianza del *Xanthorion parietinae.*

El *Teloschistetum chrysophthalmae,* que se desarrolla sobre troncos viejos de *Quercus ilex,* y el *Caloplacetum aurantiacae,* que habita sobre suelos cálcicos, son comunidades de líquenes marcadamente nitrófilos de la región mediterránea.

Fósforo. El fósforo se encuentra siempre en las rocas y en el suelo en su forma más oxidada, como fosfato. Los minerales de fosfato más importantes son los apatitos $[(PO_4)_3Ca_5OH, F]$. En los suelos con elevada acidez de intercambio se forman fosfatos férricos y alumínicos. Estos, igual que el apatito, son difícilmente solubles. Tanto en los suelos muy ácidos, como en los suelos minerales alcalinos ricos en Ca, el suministro de fosfatos a la planta se ve por ello dificultado. El fosfato ferroso sólo puede formarse y existir bajo condiciones reductoras, esto es, en suelos mal aireados. En presencia de oxígeno pasa a la forma de fosfato férrico.

Los iones fosfato pueden luego quedar adsorbidos por coloides del suelo: debido a sus tres cargas los iones PO_4^{3-} se fijan con mayor intensidad que los de SO_4^{2-} o NO_3^-.

Por último, una gran parte del fosfato del suelo está unida a la materia orgánica.

La mayoría de los minerales de fosfato deben descomponerse previamente para servir como nutrientes de los vegetales. Juegan aquí seguramente un papel importante los ácidos orgánicos de bajo peso molecular y el ácido carbónico,

originados en la descomposición de la materia orgánica y, en parte, también excretados por las raíces. El fosfato liberado en la descomposición de la materia orgánica es fácilmente asimilable.

El fosfato se absorbe seguramente en forma de $PO_4H_2^-$ y de PO_4H^{2-}. En la captación activa se fija a moléculas transportadoras orgánicas, que pertenecen al ciclo del metabolismo (HAGEN y col., 1957) y son muy selectivas para los iones fosfato (MICHAEL y MARSCHNER, 1958).

El magnesio favorece la asimilación del fosfato (TRUOG y col., 1947) y viceversa (ROTHSTEIN, 1958). Esto debe de estar relacionado con una interacción entre Mg y fosfato en el metabolismo. Según HEVESY (1945), el fosfato puede ser excretado de nuevo por las plantas.

Fosfato y vegetación. RUSSELL (1960) calcula que una hectárea de bosque en Inglaterra transforma anualmente de 6 a 26 kg de fósforo. La transformación no es sólo distinta de árbol a árbol, sino también de un lugar a otro. La intensidad mayor se da sobre todo donde haya explotación agrícola.

En los suelos de la mayoría de las comunidades vegetales parece ser que el contenido en fosfato es suficiente para permitir el desarrollo normal de la vegetación. Sin embargo, según BEADLE (1953, 1955) llega a las condiciones de mínimo en el bosque seco australiano y en el matorral de tipo Mallee. El contenido bajo en fósforo no sólo dificulta el desarrollo de las plantas verdes, sino también el de los organismos fijadores de nitrógeno.

J. TÜXEN (1958) ha encontrado claras relaciones entre los contenidos en fosfato (y también en potasio) en las comunidades de malas hierbas.

Junto al sodio, el fosfato parece tener una importancia decisiva en los suelos de los bosques pantanosos de *Pinus serotina* de los estados del sur de los Estados Unidos. Según WOODWELL (1958), las deficiencias en N y P limitan extraordinariamente los pinos. El autor subraya que *Pinus serotina* y algunas otras plantas pueden tener suficiente suministro de fósforo a partir de fosfatos difícilmente solubles.

Azufre. El azufre se presenta sólo bajo la forma de sulfato en los suelos con avenamiento normal. Los sulfuros procedentes de la roca madre, especialmente pirita, S_2Fe, se oxidan rápidamente a sulfato. Sin embargo, los sulfatos se solubilizan con relativa facilidad y son fácilmente lavados, por lo que se encuentran sólo en pequeñas cantidades en los suelos con avenamiento normal. Los suelos originados a partir de yeso constituyen la excepción. Pero incluso, en los suelos gipsáceos, va disminuyendo lentamente el contenido en sulfato y se enriquecen en carbonato cálcico. Un enriquecimiento en sulfatos se presenta únicamente en los suelos de regiones áridas con un nivel alto del agua freática o por influencia del agua que se escurre por la pendiente y sólo cuando estas aguas contienen sulfato. Bajo estas condiciones se forman suelos salinos sulfatados.

Según EVANS y ROST (1945), la mayor parte del azufre en los suelos con avenamiento normal se presenta en compuestos orgánicos. WILLIAMS y colaboradores (1960) han encontrado también relaciones estrechas entre carbono, nitrógeno y azufre que no forma parte de sulfatos. Una parte del azufre está integrado en aminoácidos y polipéptidos, pero el azufre puede estar unido también por enlaces covalentes a otras moléculas orgánicas del suelo (FRENEY, 1961).

Los aniones sulfato pueden quedar adsorbidos por el suelo en su forma capaz de intercambio, especialmente por sesquióxidos a un *p*H bajo. En condicio-

nes anaeróbicas puede formarse azufre sulfuroso; incisiones recién realizadas en suelos de este tipo huelen a sulfhídrico.

Los sulfatos minerales que se solubilizan bien son fácilmente absorbidos por las plantas; con algo menos de facilidad se absorben los aniones sulfato adsorbidos. El azufre se libera de los compuestos orgánicos en la descomposición de estos últimos; son una fuente de azufre lenta, pero constante.

Las plantas toman normalmente el azufre en forma de SO_4 a través de las raíces. Pueden también captarlo como SO_2 atmosférico a través de las hojas.

Vegetación gipsícola. El yeso ($SO_4Ca \cdot 2H_2O$) y la anhidrita (SO_4Ca) sostienen una flora calcícola; en ello se pone de manifiesto la influencia de los iones Ca. Hay depósitos fósiles de yeso de las eras paleozoica hasta la terciaria en Europa meridional, en los Alpes, en Alemania central y septentrional, en Francia septentrional, en Polonia y en otros muchos lugares. Las manchas de yeso de los Alpes destacan, debido a su deslumbrante desnudez, de los estratos sedimentarios vecinos. Su cubierta vegetal es muy escasa y se compone de arbustos en espaldera basófilos pioneros (*Dryas, Salix serpyllifolia*) y un pequeño número de especies calcícolas exclusivas o preferentes y otras pocas indiferentes. En las llanuras medioeuropeas no hay especies que requieran yeso; tampoco en las asociaciones esteparias de *Stipa capillata* y de *Carex humilis* e *Inula ensifolia* de la Polonia menor, estudiadas por DZIUBALTOWSKI (1915, 1925) y por KOZLOWSKA (1925). Estos suelos gipsáceos son ricos en carbonatos y su reacción oscila entre valores de *p*H de 7,6 a 6,8. Sin embargo, las mismas asociaciones colonizan también loes ricos en cal. De los análisis edafológicos realizados por MIKLASZEWSKI (citado en DZIUBALTOWSKI, 1925) se desprende que la roca compacta de yeso no contiene CO_3Ca, mientras que cuando se ha descompuesto contiene un 10% de CO_3Ca, o más.

VOLK (1935) encontró siempre en los suelos gipsáceos meteorizados un contenido significativo en cal; la roca madre era siempre más pobre en cal. Los suelos gipsáceos estudiados por VOLK tenían una reacción neutra o alcalina y se comportaban, por tanto, como suelos calcáreos en cuanto a su *p*H.

En la Europa media sólo se conocen, según creemos, plantas vasculares gipsícolas en los Alpes occidentales.

Junto al liquen gipsícola característico *Acarospora nodulosa,* deben considerarse especialistas del yeso: el *Galium hypnoides* descrito por VILLARS, *Euphorbia seguieriana ssp. loiseleuri,* y algo menos exclusiva, *Matthiola vallesiaca.* Juntos con *Fulgensia vulgaris, Psora decipiens, Diploschistes scruposus* y *Placodium lentigerum,* que se presentan en masas, forman una asociación limitada a los embudos de yeso característicos de la alta Maurienne y que generalmente no cubre más de 4/5 del suelo gris y farinoso. Este mull de yeso da débilmente la reacción de los carbonatos, mientras que el delgado estrato superior de tierra fina contiene del 20 al 25% de CO_3Ca (BR-BL., 1961).

La comunidad vegetal correspondiente, el *Fulgensio-Koelerietum vallesiacae* indica condiciones vitales muy difíciles: pobreza en humus, erosión intensa por las lluvias, calentamiento intenso del delgado estrato de tierra fina y fijación débil del suelo. Junto a las especies anteriormente citadas deben señalarse las especies acompañantes más importantes siguientes: *Koeleria vallesiana, Poa carniolica, Silene otites, Helianthemum canum, Artemisia campestris, Thymus ovatus.* El suelo superior es marcadamente básico (*p*H de 7,5 a 8). En el interior del Valais aparece una subasociación empobrecida con *Matthiola vallesiaca* y los líquenes antes citados (BR.-BL., 1961). Una asociación del *Fulgension,* de

composición semejante, se encuentra en suelos abiertos del Harz meridional. Se caracteriza por *Gypsophila fastigiata* y *Alyssum montanum,* a los que se unen otras indicadoras de calor y sequedad (*Stipa capillata, Hornungia petraea, Potentilla arenaria* y *Fumana procumbens*).

En Alemania meridional coinciden muchas veces los centros de los pastizales esteparios del *Festucion vallesiacae* con los afloramientos de yeso, así, por ejemplo, en Franconia, junto a Windsheim, Nordheim y Sulzheim-Grettstädt. Esta vegetación relictual puede mantenerse en medio de una región de bosques gracias al pequeño grosor del suelo.



FIG. 215. Vegetación gipsícola y de halófitos junto a Zaragoza. Arriba, rocas gipsáceas y ladera de derrubios (*Gypsophilion*); en el centro, comunidad de *Frankenia reuteri;* abajo, *Atriplex halimus* y *Salsola vermiculata.* (Foto BERSET.)

En Sulzheim, sobre un yeso con poca tierra, se presenta una comunidad inicial abierta compuesta por *Stipa capillata* y plantas termófilas, como *Pulsatilla grandis, Potentilla arenaria, Linum tenuifolium, Scabiosa suaveolens* y *Aster linosyris* con gran cantidad de musgos y líquenes (*Rhytidium rugosum, Thuydium abietinum, Tortella tortuosa, Rhacomitrium canescens, Diploschistes scruposus, Placodium fulgens, P. lentigerum,* etc.). Al aumentar la profundidad del suelo aparece un pastizal de *Carex humilis* con *Adonis vernalis, Thesium linophyllon, Astragalus danicus,* etc.

Los suelos gipsáceos están muy extendidos en la España árida y en el norte de Africa. En su mayoría son sedimentos terciarios que actualmente afloran en

muchos lugares y albergan una vegetación muy particular, con gran número de especies gipsícolas, endemismos del terciario.

En la cuenca del Ebro, donde estas comunidades ocupan a veces gran extensión, forman una alianza particular, el *Gypsophilion*. Este se compone de una mezcla de especies gipsícolas características (*Gypsophila hispanica, Herniaria fruticosa, Lepidium subulatum, Helianthemum squamatum, Ononis tridentata*, etc.), plantas norteafricanas y centroasiáticas de estepa desértica (*Lygeum spartum, Artemisia herba-alba, Eremopyrum cristatum*) y especies de los *Rosmarinetalia* (*Lithospermum fruticosum, Helianthemum apenninum, H. lavandulifolium, Rosmarinus officinalis*, etc.) (Br.-Bl. y Bolòs, 1957). Los primeros estadios de la alianza muestran afinidad con las comunidades norteafricanas de los *Gypsophiletalia*. Al proseguir el desarrollo van predominando las especies de los *Rosmarinetalia*.

En las altiplanicies de los Chotts de Argelia una comunidad gipsícola rodea las lagunas salobres, sobre suelos de altura superior. En el Kreider, el yeso aparece cristalizado; la vegetación, abierta, se compone principalmente de las matas gipsícolas *Frankenia thymifolia* y *Lepidium subulatum*, así como de *Plantago albicans, Schismus marginatus, Alyssum linifolium, Herniaria mauretanica, Erodium glaucophyllum*, etc.

La zonación en el Chot El Chergui es la siguiente:

A=zona de 200 m de ancho de una vegetación abierta de *Halocnemum strobilaceum* en el borde del Chott.

B=zona algo elevada, de 10 m de ancho, de la asociación de *Frankenia* sobre yeso que aflora.

C=borde exterior algo elevado, suelo limoso, asociación de *Lygeum spartum* y *Ammochloa*, con predominio de *Lygeum spartum*.

Los pantanos gipsáceos (*Gypsum salt swamps*) ocupan, según Osborn (1925), grandes extensiones en Australia. En la composición florística se parecen a los suelos con cloruro sódico y sulfato sódico. Los mismos géneros de *halófitos* que se presentan en las tierras salinas europeas, norteafricanas o centroasiáticas, están también aquí representados (*Arthrocnemum, Salicornia, Kochia, Frankenia*). Junto a *Mesembryanthemum australe*, la gramínea *Lepturus incurvatus* difundida por los suelos con cloruro sódico de todo el mundo, bordea también los pantanos gipsáceos del desierto de Flinders.

Suelos salinos. En las hondonadas con suelo impermeable de las regiones áridas, a consecuencia de la evaporación, el agua freática puede ascender por capilaridad hasta la superficie, en el supuesto de que su nivel se encuentre a poca distancia de ella. Si el agua contiene sales —la sal puede provenir de la roca madre o proceder de un aporte—, éstas cristalizan en la superficie de la tierra y se forma un suelo salino. Suelos con elevado contenido en sal se encuentran también en las regiones litorales hasta donde llega la influencia del agua de mar y muy localmente también en regiones húmedas del interior sobre rocas madre que proporcionan sales.

La vegetación de los suelos con cloruros, sulfatos y sosa se denomina, por su origen, simplemente vegetación halófita.

La composición química de los distintos suelos salinos puede ser por ello muy diferente. Se presentan principalmente diferencias florísticas entre los suelos con cloruro sódico, o con sulfatos, de reacción neutra, por una parte, y los suelos con sosa, de fuerte reacción alcalina, por otra.

El problema de los halófitos. Se denominan halófitos todos los vegetales que necesitan ClNa, CO_3Na_2, SO_4Mg o SO_4Na_2 para su desarrollo normal y soportan soluciones salinas muy concentradas. En torno a las relaciones entre hábitat, modo de vida y constitución de estas «plantas de la sal» se ha desarrollado durante decenios una viva discusión, el llamado «problema de los halófitos».

Es sabido que la mayor parte de las «plantas de la sal» pertenecen a las suculentas, que se caracterizan por poseer tejidos que almacenan agua y también que acumulan sal, sobre todo en sus órganos aéreos. *Salicornia, Arthrocnemum, Halocnemum,* etc., tienen un acentuado sabor salado, y por eso se los come con agrado el ganado menor. Según VAN EYCK (citado en ADRIANI, 1945), la estructura suculenta (en *Salicornia herbacea*) se debe a la acción específica del Cl.

Algunos halófitos presentan una fuerte reducción de la superficie, además de la suculencia; también se presentan hojas coriáceas.

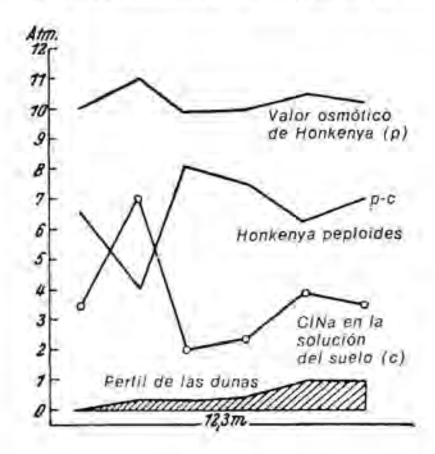


FIG. 216. Valor osmótico de *Honckenya peploides* y concentración salina de la solución del suelo en el lago Hidden (de BERGER-LANDEFELDT, 1923).

La teoría clásica de SCHIMPER veía en estas manifestaciones una protección frente a la evaporación, esto es, una adaptación xeromórfica, porque la absorción de agua del suelo por las plantas se ve dificultada por la gran concentración de la disolución de sales. Sin embargo, algunos de los halófitos más característicos no tienen estructura xeromórfica (CHERMEZON, 1910) y su evaporación referida a la unidad de superficie es superior a la de los mesófitos (DELF, 1911; STOCKER, 1925).

Esto hizo suponer que la capacidad de resistencia de los halófitos frente a la desecación debería deberse a una elevada capacidad de succión de las células radicales, pues el jugo celular de muchos halófitos tiene valores osmóticos extremadamente elevados. Las sales contribuyen con 2/3 a 3/4 (STEINER, 1934).

De primavera a pleno verano aumenta sin interrupción la presión osmótica de los halófitos investigados (el aumento se interrumpe ocasionalmente si se dan precipitaciones intensas), y en una magnitud semejante a la del contenido en cloruros del suelo (ADRIANI).

La dependencia de la presión osmótica de *Honckenya peploides* con respecto a la de la solución del suelo ha sido representada gráficamente (Fig. 216) por BERGER-LANDEFELDT (1933).

No obstante, la xeromorfia de la estructura de la hoja no aumenta (CHERMEZON, 1910, y VAN LANGENDONCK, 1932).

Junto a las plantas xerohalinas se presentan también muchas higrohalinas y también muchas xerohalinas de temporada, que en la estación húmeda se encuentran sumergidas y en la seca sufren deficiencias en agua (como la mayoría de las plantas de lagunas).

Al aumentar la concentración de sales en el suelo, disminuye la intensidad de la transpiración, tal como han demostrado MONTFORT y BRANDRUP (1927) (tabla 33).

TABLA 33. *Disminución de la transpiración al aumentar el contenido en sales* (según MONTFORT y BRANDRUP)

	Halimione portulacoides Transpiración/dm² de superficie foliar	*Salicornia herbacea* Transpiración/g de peso fresco
1/4 de agua de mar pura	59,1	5,35
1/3 de agua de mar pura	41,8	—
1/2 de agua de mar pura	34,3	3,65
Agua de mar pura	19,9	3,5

Según WALTER (1936), la vegetación del manglar también transpira poco. Según investigaciones de REPP (1939), la sequedad del suelo determinada por la presión osmótica juega también un papel para los halófitos de raíces poco profundas.

Grados de halofilia. Las experiencias de PARIS con *Atriplex halimus* (citado en BÉGUINOT, 1913), indicaban ya que había plantas que sólo se desarrollaban normalmente en suelos ricos en cloruro sódico, y que en este caso, junto a la acción de succión osmótica de la disolución salina muy concentrada, intervenían efectos iónicos específicos de los componentes salinos. Después de las investigaciones de ILJIN (1925), ello debe considerarse ya como demostrado para el ion sodio, lo mismo que lo está para el ion calcio.

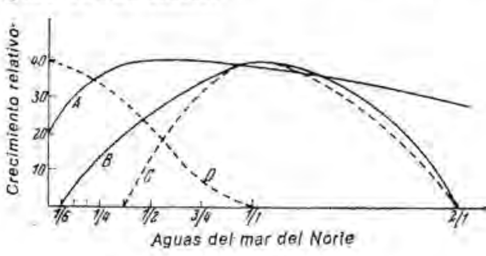


FIG. 217. Crecimiento de diferentes halófitos a distintas concentraciones de sal del agua de mar. *A*, plántulas de *Salicornia herbacea; B, Fucus serratus* (alga marina); *C, Nitzschia putrida* (alga marina); *D*, plántulas de *Aster tripolium* (según MONTFORT y BRANDRUP).

Algas marinas y plántulas de plantas de aguas saladas, como *Zostera* y *Posidonia*, prosperan tan sólo en aguas saladas muy concentradas. Al pasar a aguas dulces se manifiestan procesos de intoxicación. MONTFORT y BRANDRUP (1927) han realizado investigaciones sobre el óptimo de ClNa de algunas algas marinas y halófitos de tierra firme (Fig. 217). Las algas marinas presentan curvas con un óptimo a una concentración que corresponde a la del agua de mar (3/4 a 1/1). *Salicornia herbacea* y *Aster tripolium*, por el contrario, tienen su óptimo a concentraciones bajas y sus curvas son más anchas.

Algunos halófitos soportan durante tiempos más o menos largos concentraciones de sal que sobrepasan mucho a la del agua de mar.

Los halófitos pueden clasificarse en unos que requieren absolutamente sales, otros que las prefieren y los que las soportan. Frente a ellos se encuentran las especies y comunidades halífugas. Aunque puedan cultivarse aisladamente halófitos obligados sin suministro de sal, su vitalidad es muy débil (véase KELLER, 1925). Aún no se ha conseguido nunca que se desarrolle y se mantenga una asociación de halófitos sobre un suelo sin sal.



FIG. 218. Perfil de un suelo salino muy compacto correspondiente al estadio inicial del *Arthrocnemetum* en las lagunas junto a Montpellier. (Foto GUTZWILLER.)

CHAPMAN (1954) dio un resumen de todas las comunidades halofíticas medioeuropeas y más tarde (1960) ha intentado una revisión amplia de las comunidades halófitas de la Tierra y sus relaciones de sucesión.

Vegetación de los suelos con cloruro sódico. La vegetación de los suelos con cloruro sódico, muy extendida en todo el mundo, es la mejor estudiada. El ClNa puro es mortal para las plantas; estos suelos contienen, no obstante, junto al ClNa, proporciones significativas de CO_3Ca, CO_3Mg y, en muchas regiones,

sulfatos en cantidades variables. Las soluciones están equilibradas, esto es, los efectos perjudiciales de los iones del ClNa están equilibrados por la acción antagónica de otros iones. Los suelos de cloruro sódico en el Mediterráneo son a veces ricos en hierro y aluminio. Una muestra de la laguna de Venecia, en Mestre, contenía, según Béguinot (1913), un 11,25% de $Fe_2O_3+Al_2O_3$.

El contenido en cloruro sódico del agua de mar en la costa holandesa fue de 1,9%, y en el Mediterráneo, de 3,8%. Está sometido a pequeñas oscilaciones, mientras que la concentración de sales de las aguas de lagunas y de los suelos temporalmente inundados varía mucho según las épocas. Durante el verano en la costa mediterránea las concentraciones de ClNa son frecuentemente de un 10 a un 20% en los estratos superiores del suelo, y después de las lluvias de otoño el suelo apenas contiene sal. El contenido en sal común de los suelos mojados de vez en cuando por las aguas saladas está regulado por las condiciones de lluvia. Naturalmente, el efecto de estas últimas se manifiesta con mayor intensidad en los estratos superiores del suelo, donde están las raíces de los halófitos.

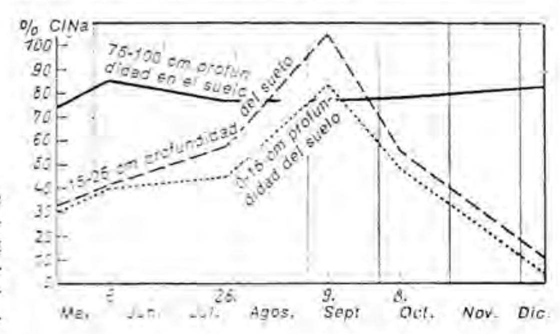


Fig. 219. Contenido en sal común de la solución de un suelo lagunar (*Salicornion fruticosae*) junto al Etang d'Arnel, cerca de Montpellier, en distintas épocas del año (construido según cifras de Lagatu y Sicard, 1911).

A Lagatu y Sicard (1911) les debemos unas investigaciones muy minuciosas de las oscilaciones temporales de la concentración de sales en los suelos de las regiones de lagunas en el sur de Francia (Fig. 219).

Se refieren tanto a tierras húmedas y secas, como a la solución acuosa del suelo. A más de 50 cm de profundidad las oscilaciones anuales no son significativas. La concentración de ClNa del agua freática a 1 ó 2 m de profundidad varía muy poco a lo largo del año (7,4 a 8,25%). Esta agua del suelo es el almacén perpetuo de sal común, que cede constantemente ClNa disuelto a los estratos superiores del suelo debido a la evaporación superficial.

Para la ordenación de las comunidades vegetales flotantes y sumergidas de los mares, que viven en un óptimo constante de ClNa, es decisiva la influencia de otros factores fisicoquímicos (luz, oleaje, etc.), y no la del contenido en sal común. Este mismo suele ser también el caso en acantilados, donde el substrato rocoso, exposición, oleaje, viento, iluminación, etc., son tan importantes en la distribución en zonas de la vegetación como pueda serlo el contenido en sales.

Es distinto el caso de las costas bajas, que están sometidas a inundaciones periódicas, por lo que se caracterizan por grandes oscilaciones locales y temporales en el contenido en ClNa. El contenido en cloruro sódico de la solución del suelo adquiere aquí el papel de factor dominante del hábitat en relación a la distribución de las especies y las comunidades vegetales. Las transacciones realizadas por investigadores ingleses (Oliver, Yapp, Jons y Jones, entre otros) y por Mikkelsen (1949) son muy expresivas en este sentido (Fig. 220).

No debe olvidarse, sin embargo, que el descenso de la salinidad va normalmente paralelo también a un descenso de la humedad. Esta distribución en zonas es de gran importancia agronómica, especialmente allí donde se cultiven los suelos salinos (véase WOHLENBERG, 1938).

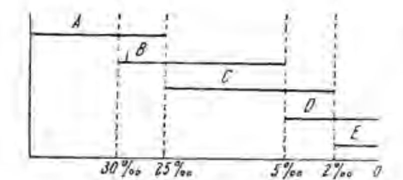


FIG. 220. Zonas de vegetación y concentración de sales del agua de mar en el fiordo de Ise (costa báltica danesa). *A*, zona de *Puccinellia; B*, zona de *Puccinellia* y *Juncus gerardi; C*, zona de *Juncus gerardi* y *Festuca rubra; D*, zona de *Festuca rubra* y *Poa pratensis; E*, zona de *Poa pratensis* y *Festuca ovina* (según MIKKELSEN, 1949).

WOHLENBERG, entre otros, ha estudiado la distribución en zonas de la vegetación de las playas del Mar del Norte en relación con el contenido en sal. STEINER (1935) ha expresado la distribución en zonas de las comunidades de halófitos extremas en la costa nororiental de los Estados Unidos a través de un perfil de líneas, mientras que ADRIANI ha presentado gráficamente la disminución de la concentración de sales del suelo y las variaciones en la vegetación de las lagunas del Mediterráneo (Fig. 221).

FIG. 221. Ordenación horizontal y vertical de las comunidades de halófitos en el Etang de Palavas, Montpellier, y contenido en sal del suelo en primavera y verano (según ADRIANI, 1934).

1 Salicornietum herbaceae, 2 Salicornietum fruticosae, 3 Arthrocnemetum, 4 Arthrocnemetum inicial, *5* suelo desnudo, *6 Salicornietum fruticosae* con *Obione* (*Halimione*).

En el clima atlántico disminuye la concentración de sales de los suelos de halófitos al mismo tiempo que aumenta la humedad y disminuye el calor. Por eso es muy interesante la comparación de las comunidades de halófitos del Mediterráneo y las correspondientes del Atlántico septentrional.

Mientras que la concentración máxima anual en la solución salina en el estrato superior del suelo de las cinco asociaciones de halófitos en la costa ho-

Tabla 34. *Amplitud de la concentración de* Cl^- *en la solución del suelo de comunidades mediterráneas de halófitos durante el tiempo de vegetación (marzo a septiembre) en Montpellier*

	Concentración de cloruro (% del peso)					
	entre 2 y 4 cm de profundidad en el suelo			entre 4 y 8 cm de profundidad en el suelo		
	Mín.	Media	Máx.	Mín.	Media	Máx.
Arthrocnemetum, fase inicial	10,2	16,1	28,5	7,5	12,5	19,0
Arthrocnemetum, fase óptima	3,9	11,1	18,1	4,8	9,7	15,5
Salicornietum fruticosae	1,7	6,9	10,4	2,2	5,6	10,8
Salicornietum herbaceae	2,2	10,8	25,0	1,9	5,5	9,1
Salicornietum fruticosae, subasociación con *Halimione portulacoides*	0,24	5,4	11,7	0,23	4,0	7,2
Asociación de *Triglochin maritimum* y *Plantago cornuti*				0,79	2,0	3,58
Caricetum divisae				0,09	0,5	0,76
Estadio inicial del *Molinietum mediterraneum*				0,01	0,15	0,25

landesa oscila entre límites estrechos (0,32 y 2,17% de Cl), las cinco comunidades correspondientes de las lagunas del sur de Francia dieron unos valores máximos de 10,4 a 28,5% de Cl y las oscilaciones anuales son también en ellas mucho más considerables.

En condiciones especiales (acción de succión y evaporación) pueden aparecer excepciones ocasionalmente. Schratz (1936) cita un máximo absoluto de 15%, medido en la costa de Borkum. Una elevación de la concentración de este orden es sólo de corta duración. Pompe (1940) indicó que en el lago Hidden tiene lugar en verano un ascenso de la disolución del suelo, mientras que en invierno tiene lugar un descenso.

Tabla 35. *Amplitud de la concentración de cloruro en la solución del suelo de comunidades de halófitos boreoatlánticos en los meses de verano en Holanda* (Adriani, 1945)

	Concentración de cloruro (% del peso)								
	entre 0 y 4 cm de profundidad en el suelo			entre 4 y 12 cm de profundidad en el suelo			entre 12 y 20 cm de profundidad en el suelo		
	Mín.	Media	Máx.	Mín.	Media	Máx.	Mín.	Media	Máx.
Salicornio-Spartinetum	0,70	1,01	1,35	0,62	1,22	1,55	0,67	1,08	1,41
Puccinellietum maritimae ...	0,56	1,34	2,08	1,05	1,55	2,08	1,10	1,46	1,88
Artemisietum maritimae, facies de *Statice*	0,40	1,29	1,86	0,83	1,37	2,02	0,98	1,28	1,78
Artemisietum maritimae, facies de *Halimione portulacoides*	0,31	1,19	2,17	0,76	1,33	1,97	0,99	1,43	1,83
Armerion maritimae	0,08	0,14	0,32	0,02	0,13	0,24	0,07	0,11	0,21

WALTER y STEINER (1936) y NAVALKAR y BHARUCHA (1949) dan datos del contenido en cloruros de los suelos tropicales de manglar, así como de sus oscilaciones temporales.

Las plantas halófilas de las lagunas germinan en invierno y primavera. Su desarrollo principal coincide con el momento en que la concentración de sales es menor, después de las intensas precipitaciones. Al finalizar el verano, cuando el ascenso capilar de las sales ha alcanzado su máximo debido a que los rayos solares llegan a su máximo en intensidad, la mayoría de las plantas anuales han terminado ya su ciclo y los arbustos y matas están en fruto. Su sistema radical es débil y superficial para evitar el elevado contenido en sales del suelo a 25 ó 50 cm de profundidad.

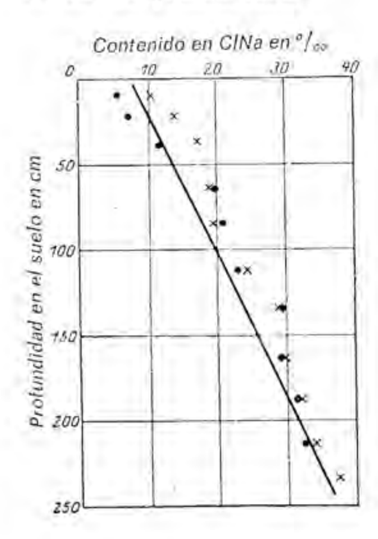


FIG. 222. Aumento del contenido en ClNa con la profundidad en el suelo en Rieucoulon, el 6 de junio (.) y el 9 de septiembre de 1907 (×) (dibujado según LAGATU y SICARD, 1911, págs. 164 a 165).

Citaremos como asociaciones extremamente anastático perhaloides, muy bien definidas, de los suelos de ClNa de Europa meridional: asociación de *Suaeda maritima* y *Kochia hirsuta* de las playas, el *Salicornietum radicantis* (que soporta la inundación más larga), el *Salicornietum fruticosae* con *Halimione portulacoides*, que cubre superficies que se miden en kilómetros, y el *Arthrocnemetum glaucae*. Esta asociación característica, que soporta la concentración salina más elevada durante el mayor tiempo, rodea las lagunas saladas sin vegetación inundadas en invierno y que en verano se transforman en suelos poligonales con estructura columnar. Incluso después de varios días de lluvias pueden atravesarse estos lugares pobres en plantas sin que el pie se hunda perceptiblemente. Si se investiga el suelo inundado, cubierto de 5 ó 10 cm de agua, se verá que a 15 ó 20 cm de profundidad ya está casi seco, es frágil y sin ninguna raíz.

El *Arthrocnemetum* alberga, junto al *Arthrocnemum glaucum* generalmente predominante, ejemplares normalmente raquíticos de *Salicornia fruticosa* y *Halimione portulacoides* (todos nanofanerófitos) y *terófitos* de vida corta (*Sphenopus divaricatus, Frankenia pulverulenta, Sagina maritima, Hutchinsia procumbens* y más raramente *Bellis annua*), que brotan después de las lluvias primaverales y cuyas raíces penetran muy pocos centímetros. Los arbustos tienen también raíces superficiales. Pueden levantarse fácilmente las matas exuberantes de *Arthrocnemum*, generalmente de varios metros de ancho, semejantes a enormes

tortugas, junto con sus raíces. Se ve entonces que el sistema radical, bien desarrollado y dirigido en todas direcciones, es una espaldera con ramificaciones principales y secundarias fuertes en el estrato superior del suelo y tan sólo pequeñas raíces absorbentes perpendiculares que no sobrepasan los 15 cm.

En climas extremadamente húmedos las comunidades de halófitos están limitadas generalmente a cinturas costeras muy estrechas, lavadas, por lo menos de cuando en cuando, por la marea. *Lotus corniculatus, Potentilla anserina* y otros glicófitos penetran en el SW de Irlanda hasta la zona más externa de vegetación formada por el *Agropyretum*. La concentración de sales es relativamente baja e intensas las pérdidas de sal del estrato superior del suelo. Incluso pueden de-



FIG. 223. *Limoniastro-Nitrarietum* en Chott el Djerid, Sáhara tunecino. (Foto HUECK, excurs. S.I.G.M.A.)

mostrarse tales pérdidas en las playas mediterráneas (véase BR-BL. y col., 1958). Como comunidades iniciales de suelos arenosos y fangosos desnudos, inundados de vez en cuando por agua salada, se implantan en las costas norteuropeas y mediterráneas comunidades de esquizofíceas compuestas por *Microcoleus chthonoplastes, Lyngbya,* etc. WARMING y GRÄBNER (1918) citan en las costas arenosas de Dinamarca comunidades de cianofíceas y diatomeas, que pegan entre sí los granos de arena con sus cápsulas y vainas de mucilago y dan lugar a formaciones semejantes a costras por debajo de la superficie de la arena (véase página 178). Estas asociaciones pioneras colaboran en la formación del estrato superficial del suelo, con lo que resultan así lugares de germinación para plantas superiores.

Casi en ningún otro lugar, en el desarrollo sucesivo natural de la vegetación y del suelo, se muestra una abundancia tan interesante de problemas fitosociológicos como en las costas extensas y bajas de la desembocadura de los grandes ríos. Es evidente su importancia práctica al intentar ganar terrenos de cultivo y de pastoreo, así como para el establecimiento de lugares de residencia.

En este momento se están realizando investigaciones muy completas en el Zuidersee, donde se han ganado recientemente grandes superficies de suelo y se están desalinizando, lo mismo que en las costas del norte de Alemania y del sur de Francia.

Vegetación de los suelos con sulfatos de sodio y de magnesio. En presencia de materia orgánica el azufre elemental pasa rápidamente a sulfato. Los suelos de sulfatos se extienden sobre grandes superficies de terreno en las regiones secas del sureste de Europa, Persia y Asia central, los estados occidentales de Norteamérica y Africa del Norte y otros lugares. Son principalmente suelos só-

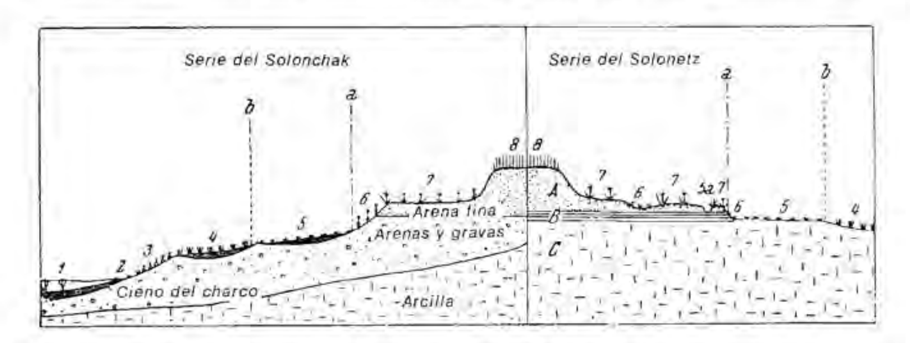


FIG. 224. Zonas de vegetación sobre un solonchak y un solonetz junto al lago de Neusiedl (realizado según WENDELBERGER, 1947).

1 charco con sosa: *Parvopotameto-Zannichellietum; 2* playa: *Crypsidetum; 3* zona afectada por el oleaje: *Scirpetum; 4* hondonada: asociación de *Juncus* y *Scorzonera; 5* zona inundable: asociación de *Puccinellia* y *Aster*, o bien «Szíkfok» sobre solonetz: *Puccinellietum; 5a* gargantas del «Szíkfok»: As. de *Pholiurus* y *Plantago; 6* borde del charco: As. de *Carex* y *Taraxacum; 7* pequeños bancales: *Statici-Artemisietum; 8* convexidades: As. de *Festuca* y *Centaurea. a,* límite de la inundación anual en primavera; *b,* límite del alcance de la humectación en verano.

dicos, a veces de carácter desértico, que en no pocas ocasiones están recubiertos por una costra salina blanca como la nieve. Los sulfatos aparecen generalmente en forma de mirabilita (sal de Glauber) (SO_4Na_2) o epsomita (SO_4Mg); el SO_4Ca es más raro. En ocasiones pueden predominar los cloruros.

Vegetación de los suelos de sosa. KERNER describió en sus rasgos principales la vegetación de halófitos del gran Alföld de Hungría en su obra clásica «Vida vegetal de los países danubianos» (1863). A partir de entonces se ha tratado con profundidad en una serie de trabajos la composición de la vegetación salina panónica, últimamente de un modo especial por VON SOÓ y su escuela en la misma Hungría, por WENDELBERG en la región austriaca, por SLAVIC en la parte yugoslava junto a las tierras bajas húngaras y por TOPA en Rumania septentrional. Deben diferenciarse (de acuerdo con WENDELBERGER, 1950) dos zonaciones distintas para toda la región panónica.

Una, sobre suelos solonchak ricos en cal con nivel alto del agua freática, que se inundan en cada primavera y que en verano, debido al ascenso capilar del agua, se enriquecen en sal y muchas veces también presentan eflorescencias de sosa en forma de copos de nieve, en los que se hunde el pie.

La otra, sobre suelos solonetz, pobres en cal pero saturados con iones Na^+, que no son alcanzados por las inudaciones anuales.

Ambas series de vegetación pueden dividirse (basándose en RAPAICS y WENDELBERGER, 1950) en una serie de pequeños biótopos con sus correspondientes comunidades y según el contenido en sal (véase Fig. 224).

En ambos tipos de suelos, las zonas de vegetación se ordenan según el contenido decreciente en sal. Los suelos de sosa del gran Alföld pueden reconocerse también cualitativamente con facilidad a través de las comunidades vegetales y representarse cartográficamente, lo que es muy ventajoso en la mejora de suelos (VON SOÓ, 1947).



FIG. 225. Variante del *Astero-Triglochinetum* con *Limonium gmelini* en Rumania septentrional. (Foto TOPA.)

Los mayores contenidos en sosa (0,06 a 0,48% de CO_3Na_2) los soporta la asociación de *Camphorosma annua* (con *Artemisia monogyna, Puccinellia limosa* y *Spergularia marginata,* entre otras), la asociación de *Lepidium crassifolium* (con *Puccinellia limosa, Plantago maritima:* CO_3Na_2 0,24 a 0,46% en la rizosfera) y una comunidad con *Suaeda maritima, Aster pannonicus, Puccinellia limosa,* etc. (CO_3Na_2 0,27 a 0,70%). El contenido en sosa es esencialmente menor en la llamada asociación de *Agrostis alba* (con *Alopecurus pratensis, Trifolium fragiferum, Achillea asplenifolia* y *Taraxacum bessarabicum*).

El geófito rizomatoso *Distichlis spicata* (gramínea), el «pasto salado», forma en Argentina poblaciones de 15 a 25 cm de altura, bastante abiertas, acompañado por algunas especies débilmente halófilas, entre otras, *Lepidium spicatum, L. parodii, Spergularia grandis, Melilotus indicus* y *Juncus acutus* (las dos últimas están también en comunidades débilmente halófilas de la región mediterránea) (RAGONESE y COVAS, 1947).

Nuestras especies nitrófilas *Cynodon dactylon* y *Chenopodium murale* se presentan también ocasionalmente. Estas comunidades argentinas de halófitos podrían corresponder a la clase *Distichlietea,* vicariante en Suramérica y relacionada con las europeas *Salicornietea* y *Juncetea maritimi.*

Los trabajos de Vilensky (1924), Kultiassoff (1926), Keller (1923, 1927) y Berg (1958), entre otros, dan información acerca de la vegetación de los suelos salinos transcáspicos y del sureste de Rusia. Los géneros suculentos de las Quenopodiáceas: *Suaeda, Salsola, Anabasis, Halimocnemis* y *Haloxylon* alcanzan allí el mayor desarrollo. Entre los no suculentos son especialmente significativos *Limonium, Frankenia* y *Cressa,* cuyo aparato glandular excreta grandes cantidades de sales fácilmente solubles (SO_4Na_2, ClNa). Se han observado también excreciones semejantes de sales en hojas de *Limonium, Limoniastrum, Frankenia, Tamarix* y *Cressa* en las estepas salinas de Europa meridional y Africa septentrional, y en especies del manglar (*Avicennia, Aegiceras, Acanthus ilicifolius*), así como en *Armeria, Limonium* y *Glaux maritima* en la costa septentrional de Alemania. La sal que se observa por las mañanas sobre las hojas se debe, según Ruhland (1915), a excreciones nocturnas de soluciones acuosas, que liberan las células vivas del exceso perjudicial de sal. La presión osmótica en las células de la epidermis de la hoja puede llegar a 165 atmósferas en el *Limonium gmelini* investigado por Ruhland. Montfort (1922) ha estudiado con más detalle la excreción de sales en *Limonium vulgare* y *Armeria maritima* y ve ahí una demostración de la absorción ilimitada de agua debido al fuerte poder de succión de las raíces.

Las plantas suculentas de los suelos solonchak del sureste de Rusia se unen, como en los suelos salinos mediterráneos, según la concentración de sales y la humedad, en distintas comunidades, muchas veces ordenadas en zonas. Boris Keller (1923) distingue en la estepa desértica de Sarepta junto al Volga, tres «asociaciones» de especies anuales según el contenido decreciente del suelo en sal y en humedad; las asociaciones de *Salicornia herbacea,* de *Suaeda maritima* y de *Petrosimonia crassifolia* y dos asociaciones de matas: la asociación de *Halocnemum strobilaceum* y la de *Halimione verruciferum.*

Más distintas parecen las asociaciones del solonchak de la Estepa del Hambre de Asia occidental (véase Paulsen, 1912). Según Sprygin y Popow en el Turquestán a medida que disminuye el contenido en sal y en humedad del suelo, pueden distinguirse nueve pequeñas comunidades basadas en las especies dominantes:

contenido decreciente en sal ↓	Comunidad de *Salicornia herbacea*
	Comunidad de *Halocnemum strobilaceum*
	Comunidad de *Halostachys caspica*
	Comunidad de *Kalidium caspicum*
	Comunidad de *Suaeda arcuata*
	Comunidad de *Salsola crassa*
	Comunidad de *Salsola lanata*
	Comunidad de *Artemisia maritima*
	Comunidad de *Anabasis salsa*

Anabasis salsa debe habitar sobre suelos ricos en Na y *Salsola* y *Artemisia* sobre suelos ricos en Mg y Ca. En regiones desérticas y semidesérticas los suelos están poco desarrollados y el humus es escaso. La descomposición de los componentes orgánicos bajo la influencia de los bacterios aerobios es muy rápida.

En las estepas del interior de Asia, los suelos solonchak sólo se desarrollan allí donde el agua de la capa freática alcanza la superficie (BERG, 1958).

El saxaul negro o del solontchak, indicador de la acumulación de sulfatos y representante de una forma vital particular, constituye poblaciones a veces puras que pueden alcanzar de 4 a 6 m de altura en los desiertos de Karakum y Kysylkum.

Los suelos solonchak del norte de Africa coinciden ampliamente con la vegetación halófila de Europa meridional. Han sido estudiados por BRAUN-BLANQUET (1949), GUINOCHET (1951) y SIMONNEAU (1953). Los pantanos salados del Chott están rodeados por una banda amplia de halófitos extremos (*Halocnemum strobilaceum, Arthrocnemum glaucum, Salsola oppositifolia, Frankenia reuterii*). En situación algo superior se encuentra una zona de vegetación formada por *Limoniastrum gouyonianum* y *Nitraria retusa;* en ella no hay protohalófitos. BUROLLET (1927) y SIMONNEAU (1953) describen una comunidad de terófitos pobre en especies, donde *Halopeplis amplexicaulis* puede llegar a formar poblaciones puras en puntos determinados. Resulta dudoso que las comunidades halófitas antes citadas estén condicionadas por la presencia de sulfatos.



FIG. 226. *Halocnemum strobilaceum* como pionero de suelos muy salinos en el Chott el Djerid. Al fondo, la asociación de *Halocnemum* y *Frankenia reuteri.* (Foto excurs. S.I.G.M.A.)

Mientras que *Halocnemum strobilaceum* es también un componente importante de la vegetación halófita de las orillas de las Chotts norteafricanas (Fig. 226), la comunidad de *Anabasis salsa* del Asia central está representada en los suelos sulfatados del norte de Africa por la asociación de *Anabasis aphylla.*

KEARNEY, BRIGGS, SHANTZ, MCLANE y PIEMEISEL, entre otros, han realizado un estudio ejemplar de la vegetación de los suelos sulfatados del oeste norte-

americano. Sobre suelos que contienen predominantemente cloruros y también abundantes sulfatos, se presenta en el sur de Arizona y en las regiones secas de California la asociación de desertsage (*Atriplex polycarpa*), dominando sobre las laderas con inclinación media, que se humedecen de cuando en cuando por el agua de lluvia que desciende por la vertiente. La comunidad de Pickleweed (*Allenrolfea occidentalis*) ocupa áreas mucho más extensas. Habita sobre los suelos más ricos en sal, que únicamente soportan algunas hierbas y arbustos, pero no las plantas anuales. En la región del Gila River la compuesta *Pluchea sericea* (Arrowweed) forma sobre los suelos sulfatados una comunidad impenetrable de la altura de un hombre.

Suelos salinizados con sulfatos y cloruros se observan también en las regiones esteparias argentinas. RAGONESE y COVAS (1947) describen su vegetación. Una asociación de *Salicornia ambigua* y *Sesuvium portulacastrum* ocupa amplios espacios en la laguna Picaza en la provincia de Santa Fe. El suelo contiene las siguientes sales solubles (miligramos % de suelo seco): ClNa 470, SO_4Na_2 266, CO_3Na_2—CO_3HNa 146. Este suelo, como todos los demás semejantes, es muy alcalino (*p*H 9,0). La vegetación, suculenta, presenta una semejanza sorprendente con las comunidades europeas del *Salicornion*. Entre las matas aparece el suelo salino desnudo. En los lugares más salados predominan casi exclusivamente *Salicornia ambigua* y *Sesuvium* (cobertura alrededor de un 40%); si el contenido en sal es algo menor aparecen también:

* *Lepturus (Pholiurus) incurvatus*
Puccinellia glaucescens
Sporobolus pyramidatus
Sporobolus phleoides
Suaeda patagonica
Spergularia grandis
Plantago myosurus
Polygonum striatum
Chenopodium macrospermum
* *Spergularia salina*
* *Frankenia pulverulenta*
Cressa truxillensis
* *Heliotropium curassavicum*

Con excepción del *Sesuvium* son los mismos géneros que participan en la vegetación halófita europea; en cuatro casos (*) coinciden incluso las especies.

Esta vegetación halófita argentina parece pertenecer también a la clase de vegetación plurirregional, muy extendida, de los *Salicornietea*.

Sulfobacterios. En la naturaleza están muy extendidos los sulfobacterios, que realizan la oxidación del sulfhídrico (SH_2). Forman comunidades muy extensas en el lodo de las aguas; estas comunidades se ponen ya de manifiesto por la coloración y olor desagradable del SH_2 liberado en la descomposición de los restos de vegetales y animales.

Juegan un papel importante en el ciclo del azufre, ya que transforman el sulfhídrico, perjudicial para los organismos superiores, en sulfatos, útiles para las plantas en la síntesis proteica.

Los verdaderos sulfobacterios almacenan el sulfuro de hidrógeno oxidado en forma de esferas brillantes de azufre en el interior de sus células, para transformarlo hasta ácido sulfúrico. El ácido sulfúrico neutraliza a los mono y bicarbonatos que se encuentran en el agua, hasta sulfatos. La ecuación es:

$$2SH_2 + O_2 = 2H_2O + 2S + 122 \text{ cal}$$
$$2S + 3O_2 + H_3O = 2SO_4H_2 + 282 \text{ cal}$$

Comunidades de los sulfatos. Las comunidades de sulfobacterios están muy extendidas en las cubetas cerradas de las regiones cálidas en las que se da gran producción de materia orgánica, como en las lagunas del Mediterráneo o en el Mar Negro, que se comunica únicamente con el Mediterráneo a través del estrecho del Bósforo, de tan sólo 50 m de profundidad. Así se imposibilita un inter-

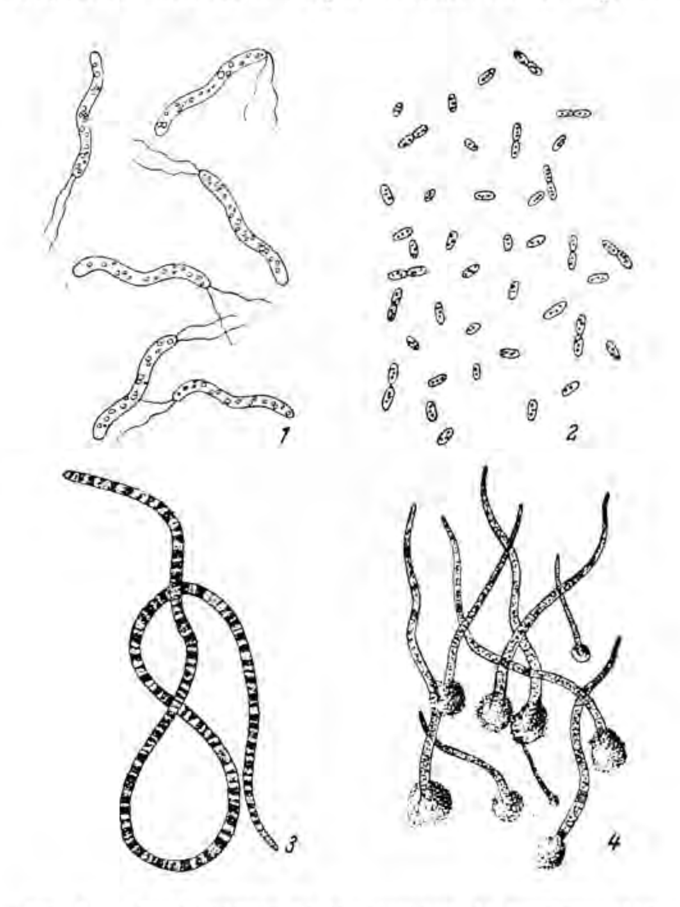


FIG. 227. Sulfobacterios de la asociación de *Beggiatoa alba*.
1 Thiospirillum Winogradskii, 2 Chromatium Okenii, 3 Beggiatoa alba, 4 Thiotrix nivea.

cambio entre las capas profundas del agua, y por putrefacción y desulfuración se acumula en el fondo sulfhídrico, que en el límite inferior de las capas superiores de agua, que están oxigenadas, es oxidado por los sulfobacterios. Por ello, la vida animal está limitada en este mar con sulfhídrico a los 200 m superiores; una fauna de profundidad falta por completo.

Según el contenido en SH_2 en los bordes de las lagunas de Montpellier pueden diferenciarse tres comunidades de sulfobacterios (véase VAN DER HOEK, 1960). H. MEIER (in litt.) cita, como comunidad que soporta el mayor contenido en sulfhídrico, una comunidad que se encuentra bajo acumulaciones *Ulva lac-*

tuca y *Enteromorpha* sp., entre otras algas, y que contiene numerosos flagelados y espirilos, aunque pocos bacterios purpúreos del azufre.

Al cabo de poco tiempo se enriquece en estos últimos, y cuando el contenido en SH_2 ha disminuido se forma una comunidad donde dominan los rodobacterios (*Thiocystis,* etc.), cuya coloración roja vinosa es muy llamativa (véase página 177).

Al aumentar el suministro de oxígeno predominarán las especies incoloras de *Beggiatoa* (*B. alba, B. leptiformis*), que con abundantes diatomeas forman la asociación de *Beggiatoa alba.*

Vegetación de sulfataras y fumarolas. Mientras que la vegetación de halófitos de los desiertos y estepas se compone predominantemente de xerófitos, las comunidades de las sulfataras y fumarolas tienen siempre un carácter mesofítico. La vegetación mejor estudiada, incluso a nivel histológico, es la de las fuentes sulfurosas de Java. La superficie del suelo tiene un recubrimiento amarillo y blanco debido al azufre y sus compuestos; las fuentes que echan vapores son ricas en alumbre. Donde mejor se desarrolla el elegante helecho *Pteris incisa* es sobre estos suelos de azufre pastosos; *Polypodium vulcanicum* se presenta incluso sobre piedras rociadas por agua caliente, en ocasiones a 75°. Según HOLTERMANN (1907), los arbustos dominantes *Agapetes vulgaris* y *Rhododendron retusum* están recubiertos totalmente por una precipitación amarillenta resultante de los vapores de azufre. A pesar de todo, las hojas permanecen con un color verde fresco e incluso en el lodo caliente alrededor de las solfataras hirvientes florecen y fructifican los arbustos. La anatomía foliar de todas las especies estudiadas se caracteriza por la ausencia de adaptaciones xerofíticas.

BRUNEAU DE MIRÉ y QUÉZEL han descrito una comunidad muscinal con algunos helechos, rica en especies, en la garganta de fumarolas en los volcanes del Tibesti (véase pág. 696).

5. Economía hídrica del suelo y vegetación[1]

El agua en el suelo. El agua es acumulada en el suelo de formas muy diferentes.

El agua de hidratación se fija por fuerzas eléctricas a superficies cargadas o polares, esto es, sobre iones, sobre todos los minerales y sobre la mayoría de los compuestos orgánicos (humus). La molécula de agua tiene un carácter dipolar acentuado: el oxígeno constituye el polo negativo y los dos hidrógenos, que forman un ángulo de 104° con el oxígeno, representan el polo positivo.

Los llamados acuo-complejos de aluminio (cuya composición varía según el *p*H entre, por ejemplo, $[Al(H_2O)_6]^{3-}$, $[Al(OH_3)\cdot 3H_2O]$ y $[AlO_3\cdot 3H_2O]^{3-}$), son combinaciones claramente definidas.

El agua de cristalización está unida por fuerzas reticulares, por ejemplo, en el yeso, $SO_4Ca\cdot 2H_2O$.

Agua unida osmóticamente.

Agua capilar retenida por tensión superficial en los poros finos.

El agua remanente está sometida exclusivamente a la fuerza de la gravedad, pero no puede salir del suelo para llegar al subsuelo permeable, porque en el suelo hay un horizonte impermeable, o por lo menos poco permeable. En este caso se habla también de «humedad en capas».

[1] Revisiones bibliográficas: véanse también RICHARDS y WADLEIGH, 1952.

El agua freática y el agua en capas fluyen libremente dentro del suelo por encima de un horizonte impermeable del subsuelo.

El agua gravitacional se mueve libremente por el suelo siguiendo la fuerza de la gravedad. En un perfil se encuentra sólo ocasionalmente después de las lluvias.

Simplificando, se diferencia muchas veces tan sólo entre agua del suelo libre y ligada.

Por último, en la atmósfera del suelo se encuentra vapor de agua.

El contenido en agua del suelo no depende únicamente de sus componentes y de sus estructuras, sino también de los factores externos, como el estado del tiempo y la vegetación. Está sometido, por tanto, a intensas oscilaciones. Valores característicos del contenido en agua del suelo se pueden obtener únicamente bajo condiciones *standard*.

Según BURGER (1922), la capacidad hídrica corresponde, por ejemplo, a la cantidad de agua que desprende un suelo natural al secarse a 105°, después de haberlo saturado totalmente de agua por inmersión y haberlo dejado escurrir posteriormente. En este método, sin embargo, los meniscos de la parte inferior de la muestra impiden el desprendimiento del agua excedente, que no quedaría retenida en condiciones de campo. La capacidad hídrica se expresa normalmente en porcentajes de volumen.

La capacidad de campo indica cuántos gramos de agua contienen 100 g de suelo al cabo de dos o tres días después de unas lluvias abundantes, que lo habían saturado de agua, y cuando no se presentan pérdidas por evaporación ni a través de las plantas (VEIHMEYER y HENDRICKSON, 1931).

Se denomina punto de marchitez permanente el contenido en agua del suelo (g H_2O/100 g de suelo seco) en el momento en que las plantas empiezan a marchitarse de un modo irreversible (BRIGGS y SHANTZ, 1912). Según las investigaciones realizadas hasta el momento, todas las plantas sobre un suelo determinado empiezan a marchitarse aproximadamente con un mismo contenido en agua, de modo que el punto de marchitez permanente representa un valor característico para un suelo.

La diferencia en el contenido hídrico entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente indica la cantidad de agua ligada que pueden absorber las plantas (agua útil del suelo).

BUCKINGHAM (1907) ha introducido la *energía libre* como medida de la intensidad de la fijación del agua en el suelo. La energía libre es igual al trabajo que puede desarrollar el agua cuando pasa del suelo a una superficie libre de agua. Esta se toma convencionalmente como nivel cero. Por tanto, la energía libre del agua del suelo es negativa, ya que hay que utilizar energía para separarla del suelo.

En lugar de la energía libre se determina frecuentemente la presión de succión con que es retenida el agua en el suelo, que representa igualmente una presión de agua negativa. Normalmente se mide a través de la presión expresada en centímetros de columna de agua que hay que utilizar para extraer el agua del suelo.

La intensidad de fijación del agua alcanza valores muy elevados. De un modo semejante al *p*H, se utiliza el *p*F para simplificar el modo de expresión (SCHOFIELD, 1935).

Aumentando la presión de succión o sometiendo a presiones cada vez mayores

una muestra de suelo, podrá ir separándose el agua cada vez más intensamente fijada. La cantidad de agua separada puede representarse frente al *p*F, con lo que se obtiene la llamada curva de deshidratación o sorción.

Si, para simplificar, se desprecia el agua coordinada, de cristalización y de hidratación, en un suelo con avenamiento normal, habrá que considerar únicamente el agua capilar, que es la que está sometida a las oscilaciones rápidas debidas principalmente al estado del tiempo. (La presión osmótica de la solución del suelo es pequeña en los suelos con avenamiento normal.) El peso de la columna de agua izada es igual a la fuerza de sorción en los capilares. Para poros circulares puede calcularse (DONAT, 1937):

Peso de la columna de agua=fuerza de sorción,

$$r^2 \cdot \pi \cdot h \cdot \rho \cdot g = 2r\mathrm{S} \cos \delta,$$

donde:

r=radio del capilar, en centímetros;
h=altura de la columna de agua, en centímetros (=presión necesaria para vaciar el capilar);
ρ=densidad del agua;
g=aceleración de la gravedad (=981 cm/s^2);
S=tensión superficial (para el agua, a 25° C=72 din/cm);
δ=ángulo del menisco (para el agua en el suelo=0°).

De aquí puede calcularse el diámetro del poro:

$$d = 2r = \frac{4 \cdot 72}{981 \cdot h} = \frac{0{,}294}{h} \text{ cm}$$

Los *p*F de la curva de deshidratación pueden correlacionarse, por tanto, con el diámetro de los poros. A la capacidad de campo le corresponde una presión de succión aproximada de 1/3 de atmósfera, o un *p*F de 2,5 y un diámetro capilar de 8,5 μ; al punto de marchitez permanente le corresponde una presión de succión de unas 15 atmósferas, o un *p*F de 4,2 y un diámetro capilar de 0,2 μ.

Los poros con un diámetro superior a 8,5 μ están normalmente llenos de aire; se los denomina poros gruesos. Los poros de diámetro comprendido entre 8,5 y 0,2 μ contienen el agua utilizable del suelo; se les denomina poros medios. Los poros con diámetro inferior a 0,2 μ se llaman poros finos.

La figura 228 representa las condiciones para un suelo arenoso y otro limoso. El suelo arenoso contiene en la capacidad de campo aproximadamente un 2% de agua y el limoso un 28%; en el punto de marchitez permanente contienen 1 y 8%, respectivamente. El suelo arenoso contiene, pues, 1% de agua utilizable y el limoso 20%. Este ejemplo muestra claramente que un determinado contenido en agua no indica demasiado por sí solo, sino que hay que saber también la fuerza de fijación del agua.

Movimientos del agua en el suelo. Si el agua se distribuye irregularmente en el suelo, se establece una tendencia a la uniformación. El agua ligada más débilmente, con mayor contenido energético, se mueve hacia los lugares con agua

más fuertemente ligada, hasta que el contenido energético del agua fijada sea igual en todo el suelo.

Cuando se llenan con agua todos los poros de un material homogéneo, la permeabilidad depende, según la ley de DARCY, de la diferencia de presión y de la cuarta potencia del radio del poro. En un suelo heterogéneo, la permeabilidad del suelo aumenta aproximadamente con el cuadrado del radio medio del poro.

En los suelos no saturados de agua la permeabilidad depende del contenido en agua. Para un contenido hídrico medio el movimiento del agua se realiza

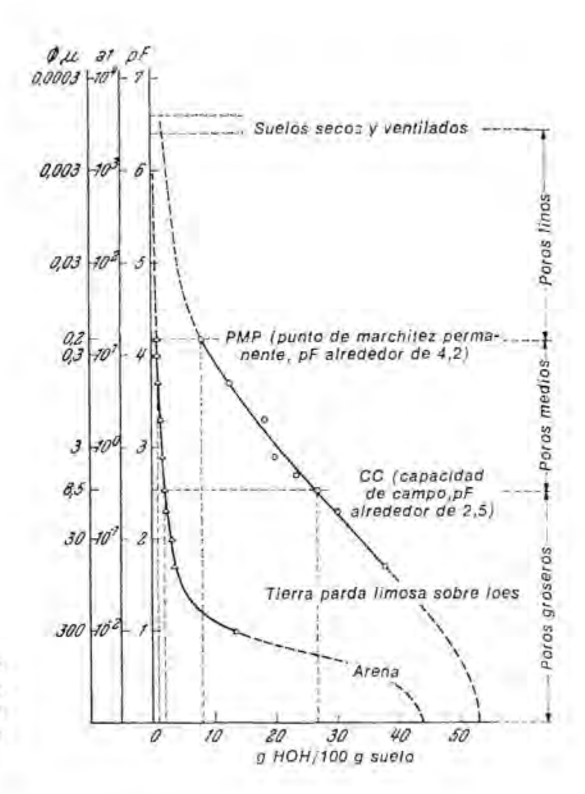


FIG. 228. Curva de deshidratación de una tierra parda limosa formada sobre loes bajo un *Querco-Carpinetum* y de un suelo de ribera bajo un cultivo de álamos (según F. RICHARD, 1955).

principalmente en los capilares. Si el contenido en agua es bajo, el agua puede moverse únicamente formando revestimientos delgados sobre la superficie de las partículas de suelo («transporte del agua en película») y en los suelos «secos», donde el agua ya no forma una fase continua, el movimiento del agua sólo se realiza en fase gaseosa. Todos estos movimientos son muy lentos.

El contenido en agua de la mayoría de los suelos con avenamiento normal está sometido a grandes oscilaciones. Así, un suelo sufre pérdidas de agua por escurrimiento superficial, por infiltración, por corrientes laterales, por evaporación y por consumo de las plantas. Recibe agua por las precipitaciones, el agua de condensación, inundaciones, el agua en capas y la freática, así como a través del agua higroscópica.

Economía del agua. Simplificando, los suelos pueden clasificarse según la economía hídrica en:

Muy secos: contenido en agua generalmente por debajo del punto de marchitez permanente.

Secos: contenido en agua generalmente cercano al punto de marchitez permanente.

Subhúmedos: contenido en agua generalmente entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente.

Húmedos: contenido en agua generalmente algo superior a la capacidad de campo.

Mojados: contenido en agua considerablemente superior a la capacidad de campo.

De humedad variable: contenido en agua a veces considerablemente superior a la capacidad de campo y a veces considerablemente inferior a ella, esto es, entre subhúmedo y mojado.

Encharcados: el contenido en agua alcanza generalmente la saturación.

De ribera: suelo anegado temporalmente por el agua del río.

Inundado por las mareas: inundaciones y épocas secas alternan con las mareas.

Señales de una humidificación permanente son, por ejemplo:

1. Coloración gris verdosa hasta azulada de los horizontes minerales (reducción completa de los compuestos minerales reducibles, especialmente del hierro=gleificación total).
2. Estructura primitiva; falta de toda clase de grietas o agregación en horizontes ricos en arcilla y humus.
3. Conservación de los materiales que forman el humus.
4. Ausencia de raíces vivas.

Señales de una humidificación periódica son, por ejemplo:

1. Coloración gris del horizonte mineral con manchas de herrumbre, sobre todo canales de las raíces con recubrimiento o incluso rellenos de herrumbre (gleificación intensa); o bien

   horizontes minerales con manchas color de herrumbre y otras gris pálido y con muchas concreciones de hierro y manganeso; conductos de las raíces descoloridos en su interior y con manto externo oxidado (marmorización, pseudogleificación);

   horizontes minerales de color gris parduzco o herrumbroso, con manchas pálidas y conductos de las raíces pálidos, con muchas concreciones de hierro y manganeso (gleificación débil).
2. Descomposición de los materiales formadores de humus muy inhibida.
3. Olor a SH_2 del suelo puesto recientemente en contacto con el aire.
4. Formación de grietas en suelos ricos en arcilla con estructura primitiva (transición a estructura prismática).
5. Pocas raíces.

Señales de sequedad son, por ejemplo:

1. Falta de descomposición de la hojarasca.
2. Eflorescencias de cal, sobre todo en la parte inferior del esqueleto (muchas veces difícil de diferenciar de la toba precipitada por el agua remanente).

3. Gran número de insectos y caracoles sobre y en el suelo, aglomeraciones de lombrices, con frecuencia muchas hifas de hongos en el suelo.

4. A_1 —eventualmente también A_2— intensamente grumosos, horizontes inferiores con muchas grietas si son ricos en arcilla.

5. Raíces principales poco desarrolladas, por ello aglomeración muy densa de pequeñas raíces.

Métodos de determinación. En la Fitosociología práctica se ha usado generalmente le método de BURGER (1922) para determinar la capacidad hídrica: determinación del contenido en agua de muestras tomadas de su situación natural que se sumergen cuidadosamente y luego se dejan gotear.

En lugar de la capacidad de campo se determina frecuentemente el equivalente de humedad que es semejante. Se realiza con una centrifugación a 1000 veces la aceleración de la gravedad.

El agua unida con menos fuerza se determina normalmente con las llamadas placas porosas, o tensiómetros, sobre los que se ejerce una determinada presión de succión mediante una columna de agua de longitud determinada.

Para la determinación del agua fijada con más fuerza, por ejemplo, la del punto de marchitez permanente, se necesitan los llamados aparatos de presión de membrana, con los que se somete la muestra de suelo a una sobrepresión de aire en uno de sus lados.

En lugar del punto de marchitez permanente se ha calculado también el llamado coeficiente de marchitez según la siguiente fórmula:

$$CM = \frac{\text{equivalente de humedad}}{1{,}84} \quad \text{(BRIGGS y SHANTZ, 1913.)}$$

Para medidas continuas resulta apropiada la capacidad de conducción eléctrica de bloques de absorción calibrada que se han enterrado en el suelo y que están constantemente en equilibrio con la humedad del suelo.

Ultimamente se ha utilizado también la absorción de neutrones para la determinación de los contenidos de agua de suelos.

Importancia de la economía hídrica para el suelo. El agua en el suelo es en primer lugar el medio de reacción para la mayoría de los procesos químicos, ya sea meteorización, humificación o depósito. El depósito de materias disueltas o en suspensión coloidal va unido a la presencia de agua líquida libre. Si ésta es consumida por la transpiración de las plantas o por evaporación, los materiales solubilizados precipitan y se forma un horizonte de acumulación. El suelo puede recibir con otras aguas de procedencia remota sustancias disueltas, que se acumulan definitivamente en él, como, por ejemplo, concreciones de cal o hidróxido de hierro a partir del agua freática. El estado de hidratación de los coloides y con ello la accesibilidad de las superficies internas y externas de cada una de las partículas depende del contenido en agua. Al aumentar el contenido en agua, la consistencia del suelo pasa del estado duro al plástico y, por último, al estado líquido.

Las hidrataciones y deshidrataciones alternantes provocan la formación de grumos en suelos arcillosos. La economía hídrica influye marcadamente sobre la aireación y la temperatura (véase más abajo). Por último, los seres vivos del suelo son sensibles a la economía hídrica.

Agua del suelo y vegetación. Los requerimientos de agua de la vegetación son distintos según las especies, según el estado de desarrollo de las plantas y según las demás condiciones de crecimiento, como, por ejemplo, la temperatura y las disponibilidades de nutrientes.

En el momento en que dejan de estar cubiertos los requerimientos de una planta, ésta empieza a marchitarse. Según MAXIMOW (1929), la marchitez es ya perceptible por una pérdida de turgencia antes de que se manifieste claramente la pérdida de agua por pesada. La marchitez es, por tanto, un indicador muy sensible de cómo quedan cubiertos los requerimientos de agua; cuanto más tarde se presenta, más resistente a la sequedad es la planta.

La marchitez no depende tan sólo de las condiciones hídricas del suelo, sino también de las condiciones atmosféricas, y no en último término, tal como han demostrado STOCKER y KAUSCH (1952), depende también del crecimiento de las raíces, gracias al que las raíces absorbentes y los pelos radicales buscan el agua utilizable en los suelos secos.

En la bibliografía fitosociológica el coeficiente de marchitez ha sido valorado sinecológicamente, sobre todo por los investigadores americanos.

Las diferencias entre los coeficientes de marchitez de distintas comunidades pueden ser considerables. Suelos de comunidades con un elevado consumo de agua tienen un coeficiente de marchitez superior al de comunidades con un consumo inferior de agua. En otras palabras, las comunidades mesófilas se encuentran normalmente en suelos con elevada capacidad hídrica.

El coeficiente de marchitez aumenta en el curso de las sucesiones mesofíticas con la evolución del suelo (acumulación de humus, etc.). FULLER (1914) pudo ya demostrarlo en la región de los Grandes Lagos (tabla 36).

TABLA 36. *Sucesión en las dunas del lago Michigan* (FULLER, 1914).

Sucesión de comunidades	As. de *Populus deltoides*	As. de *Pinus banksiana*	As. de *Quercus velutina*	As. de *Quercus rubra*	As. de *Fagus grandifolia-Acer*
Coeficiente de marchitez					
a 7,5 cm de profundidad ...	0,8	1,1	1,1	9,0	13,5
a 25 cm de profundidad ...	0,8	1,0	0,9	9,5	9,5
Evaporación (valores comparativos)	315	154	149	115	100
Relación entre evaporación y agua utilizada	11,7	10,7	9,37	2,78	1,81

En el bosque climácico de *Fagus grandifolia* y *Acer saccharum* el coeficiente de marchitez es máximo y en el estrato herbáceo la evaporación es mínima.

Al progresar la maduración del suelo y de la vegetación, se desplazan los contenidos en aire y agua del suelo, sobre todo en los estadios iniciales de la maduración. ZONNEVELD (1958) da al respecto un ejemplo muy ilustrativo de la región de la desembocadura del Rhin (Fig. 229).

ETTER (1943) ha investigado la capacidad hídrica y la aireación en el suelo del *Querco-Carpinetum aretosum* y *luzuletosum* (véase tabla 37). En el suelo de la subasociación con *Arum maculatum*, de granulación más fina, la capacidad hídrica es mayor y la aireación menor.

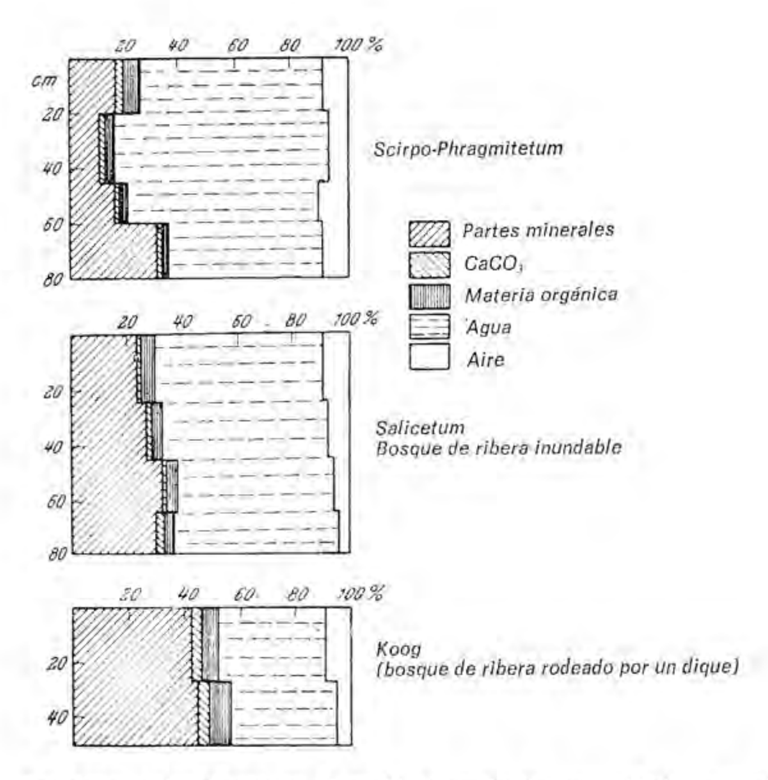


FIG. 229. Relaciones volumétricas en el perfil de suelo de comunidades vegetales de la zona inundable cerca de la costa holandesa (según ZONNEVELD, 1958).

La proporción de poros en un suelo de bosque de abeto y en otro de bosque planifolio mixto está representada en la figura 330 (F. RICHARD, 1955). El suelo de abeto es de granulación más fina, y a 70 cm de profundidad no tiene prácticamente ningún poro grande; este horizonte es muy poco permeable y provoca ocasionalmente el encharcamiento de las capas superiores de suelo. El bosque planifolio mixto es de granulación más grosera y su avenamiento es normal; la reserva hídrica útil es mayor.

TABLA 37. *Valores medios de las capacidades hídrica y aerífera (volumen en % del suelo bien constituido) de suelos del* Querco-Carpinetum aretosum y luzuletosum *de la meseta central suiza* (ETTER, 1943).

Profundidad en el suelo en cm	*Querco-Carpinetum aretosum*		*Querco-Carpinetum luzuletosum*	
	Capacidad hídrica % vol	Capacidad aerífera % vol	Capacidad hídrica % vol	Capacidad aerífera % vol
0-10	51,9	5,8	45,7	10,0
20-30	44,0	5,7	39,3	9,9
50-60	42,6	4,0	39,2	6,2

VON MÜLLER (1956) ha estudiado profundamente los movimientos del agua del suelo bajo comunidades de prados en el valle del Weser. Se representa en esquemas en colores muy expresivos la humidificación en dependencia con las precipitaciones.

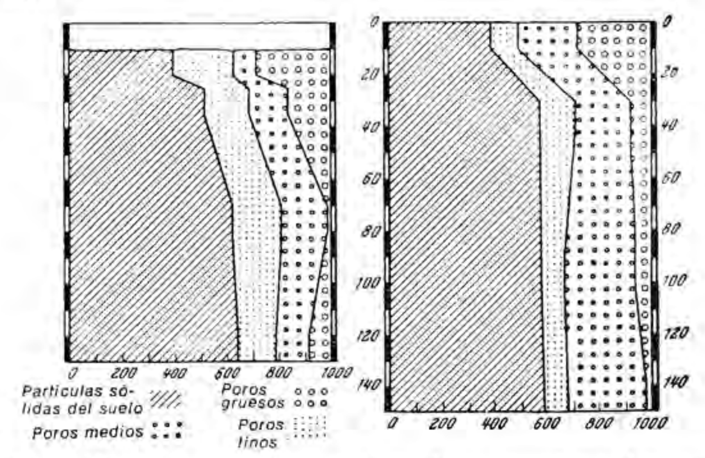


FIG. 230. Distribución de los poros en un perfil de un pseudogley bajo una población de abetos en Langenthal (izquierda) y en una tierra parda bajo un bosque mixto de roble y fresno en Basilea (derecha) (según F. RICHARD, 1955).

Cuando un río cava su lecho, la vegetación de las zonas inferiores pasa paulatinamente a la de las superiores, debido al descenso del nivel del agua freática, hasta que se alcanza la clímax. La sucesión normal responde aquí a la zonación (véase TCHOU, 1949; Fig. 231).

Modificaciones imprudentes de la economía hídrica, como las realizadas para aumentar la superficie de cultivo, pueden actuar catastróficamente sobre la vegetación primitiva y conducen a una precipitación de las sucesiones.

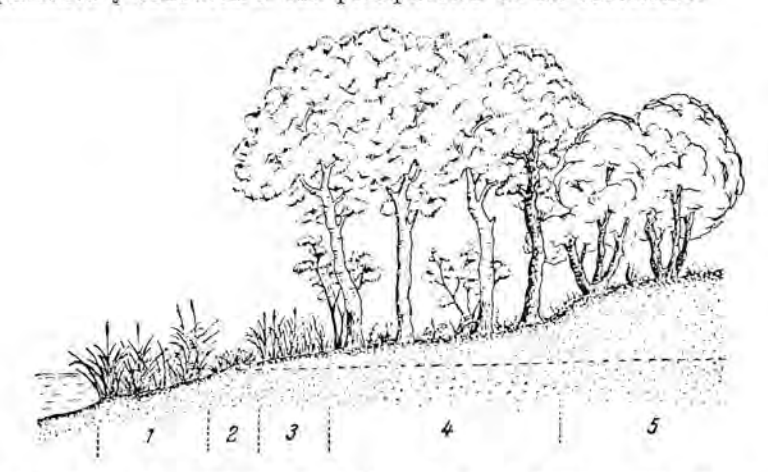


FIG. 231. Zonas de vegetación en el Mosson, sur de Francia (según TCHOU, 1949). *1 Scirpo-Phragmitetum,* 2 Asociación de *Carex riparia* y *Leucoium aestivum, 3 Holoschoenetum, 4 Populetum albae, 5 Quercetum ilicis.*

Las modificaciones por formación de turberas o por profundización del curso alto de un río se implantan también más rápidamente que la lenta colmatación de charcos y lagos (véanse SIEGRIST y GESSNER, 1925; GODWIN y TANSLEY, 1929; VOLK y BR.-BL., 1939).

Acerca de las relaciones entre la economía hídrica y las comunidades de colmatación en aguas estancadas y corrientes tal como han sido tratadas con gran acierto por W. KOCH (1926) y VON MOOR (1958), entre otros, volveremos más adelante (véase pág. 591).



FIG. 232. *Salicornietum fruticosae* en la Camarga, aspecto invernal.

PALLMANN y HAFFTER (1933) han medido la permeabilidad del suelo al agua con cilindros de 30 cm de altura y 8 cm de ancho, que se introducían entre 5 y 8 cm en el horizonte de humus en el matorral de rododendro (*Rhododendro-Vaccinietum*) de la alta Engadina y obtuvieron los siguientes resultados en diez experiencias (tabla 38).

Entre los suelos que están ocupados por vegetación y los que no, reinan grandes diferencias. En los suelos de lagunas, compactos y sin plantas, por estar sobresaturados de sal, el agua se infiltra aproximadamente 30 veces más despacio que en el *Arthrocnemetum* inmediato y unas 150 veces más lentamente que en el *Salicornietum fruticosae* (Fig. 232).

TABLA 38. *Tiempo de infiltración en el* Rhododendro-Vaccinietum *de la alta Engadina* (véase PALLMANN y HAFFTER, 1933)

Rhododendro-Vaccinietum	Tiempo de infiltración en minutos		
	Máximo	Medio	Mínimo
cembretosum	4,3	2,5	1,0
extrasilvaticum	4,8	2,8	1,5
calamagrostietosum	30,0	19,4	10,3

En los suelos compactos de muchas comunidades mediterráneas hay que contar con tiempos de infiltración muy largos; las diferencias entre comunidades forestales y de pastizales son aquí muy grandes. Los horizontes profundos de los perfiles de las tierras amarillas y rojas son casi impermeables, hecho que puede comprobarse muy fácilmente en un experimento de infiltración. Es muy grande el peligro de que el suelo superior se erosione debido a la destrucción de la vegetación o de operaciones de cultivo equivocadas y que los horizontes profundos impermeables pasen así a la superficie.

6. Aireación del suelo y vegetación[1]

El aire del suelo. El aire llena todos los poros del suelo, siempre que no estén ocupados por agua. La suma de los poros llenos con aire y con agua es igual al volumen total de los poros del suelo. El contenido en aire para un volumen dado de poros es, por ello, tanto menor cuanto mayor sea el contenido en agua.

La capacidad de aire de un suelo corresponde según BURGER (1922) a la cantidad de aire, expresada en tanto por ciento del volumen de suelo, contenida por el suelo cuando está saturado con agua hasta la capacidad hídrica.

El contenido en aire para la capacidad de campo es igual al volumen de todos los poros gruesos con más de 8,5 μ de diámetro.

Gracias a la actividad de los organismos del suelo y a la respiración de las plantas se consume constantemente oxígeno en el suelo y se libera anhídrido carbónico. La composición de la atmósfera varía así constantemente. Las reservas de oxígeno sólo son suficientes para muy poco tiempo, incluso en un suelo bien aireado. Un intercambio gaseoso rápido es condición indispensable para el buen desarrollo de las plantas y de la mayoría de los seres vivos del suelo.

ROMELL (1922) encontró ya que el intercambio gaseoso en el suelo se produce principalmente por difusión. Es, por tanto, proporcional a la sección total de todos los poros cuyo diámetro es mayor que el camino libre de la molécula gaseosa y a la temperatura absoluta del aire en esos poros.

El intercambio gaseoso en la superficie de la raíz se realiza a través de una película de agua que opone una gran resistencia a la difusión (CURRIE, 1962).

Métodos de determinación. El contenido en aire de un suelo se determina generalmente por diferencia entre el volumen total de poros y el contenido en

[1] Revisiones bibliográficas: véase también M. B. RUSSELL, 1952.

agua. El volumen total de poros se calcula a través de la densidad aparente (peso seco de un volumen determinado de suelo de estructura natural, tomado con un cilindro) y la densidad de los componentes sólidos del suelo.

El contenido en aire de un suelo puede determinarse directamente con un aeropicnómetro, gracias al aumento de presión al disminuir el volumen gaseoso.

El oxígeno de la atmósfera del suelo puede medirse en base a sus propiedades paramagnéticas. Para ello basta con una muestra muy pequeña de aire que puede tomarse del suelo con una sonda.

Para determinar la difusión en el suelo se utilizan sondas con agujeros llenas de nitrógeno, que pueden abrirse y cerrarse en el suelo y a través de las que puede difundirse el oxígeno hacia dentro y el nitrógeno hacia fuera.

Como medida de la aireación del suelo se utiliza asimismo el potencial redox del suelo.

Importancia de la aireación para el suelo. Las condiciones de oxidorreducción del suelo dependen en primer lugar de la aireación. En condiciones oxidantes, el hierro, manganeso y azufre se encuentran en forma férrica, mangánica o de sulfato, mientras que los compuestos ferrosos, manganosos o los sulfuros sólo pueden formarse y conservarse en el suelo bajo condiciones reductoras. Se reconocen los suelos u horizontes con hierro ferroso debido a la coloración entre azul y verde pálidos que amarillea rápidamente al entrar en contacto con el aire.

La descomposición total de la materia orgánica en el suelo conduce a CO_2, NO_3^- y SO_4^{2-} si la aireación es suficiente, mientras que en condiciones reductoras se produce CH_4, N_2 o S^{2-}. La falta de oxígeno inhibe la descomposición; en determinadas circunstancias el material formador de humus no se descompone y se acumula formando turba.

Los seres vivos del suelo son influidos en su mayoría por la aireación. Hay pocos microorganismos que se desarrollen bajo condiciones anaeróbicas.

Aireación del suelo y vegetación. Las plantas, incluidas sus raíces, necesitan oxígeno para respirar. La aireación del suelo influye, por tanto, en la absorción de agua y de nutrientes, en el metabolismo y en el crecimiento de las plantas (véase M. B. RUSSELL, 1952). El volumen de poro proporciona valores comparativamente útiles de la aireación del suelo, sobre todo en los suelos pobres en esqueleto (véase tabla 39).

TABLA 39. *Valores medios del volumen de los poros en el perfil del suelo de algunas comunidades forestales* (valores en ‰)

	Fagetum elymetosum (NW. de Alemania, DIEMONT)	*Querco-Carpinetum luzuletosum* (Suiza, ETTER)	*Alnetum glutinoso-incanae* (Grisones, BR.-BL. y VOLK)	*Populetum albae* (sur de Francia, TCHOU)	*Quercetum ilicis galloprovinciale* (sur de Francia, BR.-BL.)
A_1 (10 cm)	542	557	590	519	600
A_2 (20 a 30 cm)	459	492	550	504	tr B_1 469 (90 cm)
A_3 (50 a 60 cm)	435	454	—	458	tr B_2 477 (1 a 4 m)

Los suelos de prados tienen generalmente un volumen de poros menor que los suelos forestales y también una capacidad de aire menor. El volumen promedio de poros supone, por ejemplo, en el horizonte A_1 del

Brachypodietum phoenicoidis del sur de Francia	511‰	(SOROCEANU)
Cyperetum flavescentis del norte de Suiza	424‰	(MOOR)
Deschampsietum mediae del sur de Francia	434‰	(BR.-BL. y PAWLOWSKI)

ETTER (1943) obtuvo en el suelo finamente granulado del *Querco-Carpinetum aretosum* una capacidad hídrica superior, pero una capacidad aérea inferior que en el suelo de granulación más gruesa del *Querco-Carpinetum luzuletosum* (véase Fig. 233). LEUTENEGGER (1950) obtuvo el mismo resultado, pero también oscilaciones mayores (tabla 40).

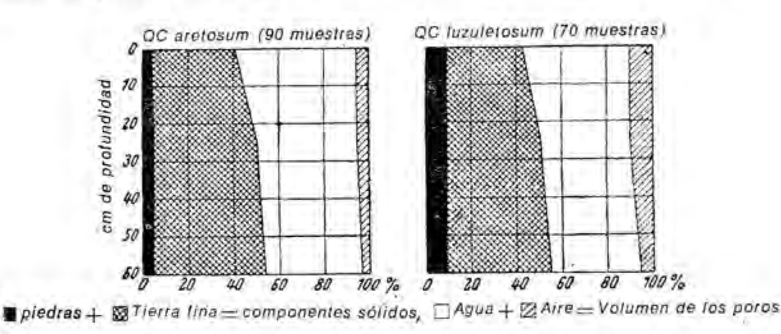


FIG. 233. Capacidades hídrica y aerífera en el perfil de dos subasociaciones del *Querco-Carpinetum* en la meseta central suiza (según ETTER, 1943).

En los suelos muy compactos desciende la capacidad aérea a un 1% o menos. MOOR (1936) encontró en el *Cyperetum flavescentis* de Suiza valores de 0,4 a 1,5% y ADRIANI (1945) de 3,6 a 5,7% en el *Arthrocnemetum* de las lagunas del Mediterráneo.

El significado de la capacidad aerífera como factor ecológico diferenciador no debe sobreestimarse, ya que comunidades de ecología totalmente distinta, como el pastizal seco de *Carex humilis* y la turbera baja de los *Molinietalia,* tienen valores de aireación semejantes (véase VOLK, 1939; ZOBRIST, 1935).

TABLA 40. *Capacidad aerífera en perfiles del suelo del* Querco-Carpinetum aretosum *y del* Q.-C. luzuletosum (según LEUTENEGGER, 1950)

Profundidad	Capacidad aerífera en %					
	Querco-Carpinetum aretosum			*Querco-Carpinetum luzuletosum*		
10 cm	15,1	7,6	12,2	21,2	28,6	21,3
30 cm	15,6	4,7	13,2	18,7	20,6	6,4
70 cm	3,3	0,9	5,9		7,8	3,9

Medidas aisladas del contenido en aire dicen muy poco. Desde el punto de vista ecológico son más importantes las variaciones temporales y los valores mínimos que el contenido en aire en un momento determinado. Las medidas deben abarcar, por tanto, como mínimo un período de vegetación y deben relacionarse con las precipitaciones.

Así, es digno de mención el que en distintas subasociaciones del *Brachypodietum ramosi* el mínimo invernal de precipitaciones coincide con el mínimo anual de contenido en aire, mientras que el mínimo estival de lluvia coincide con el contenido máximo en aire del suelo (BHARUCHA, 1932, y SOROCEANU, 1935, figura 234).

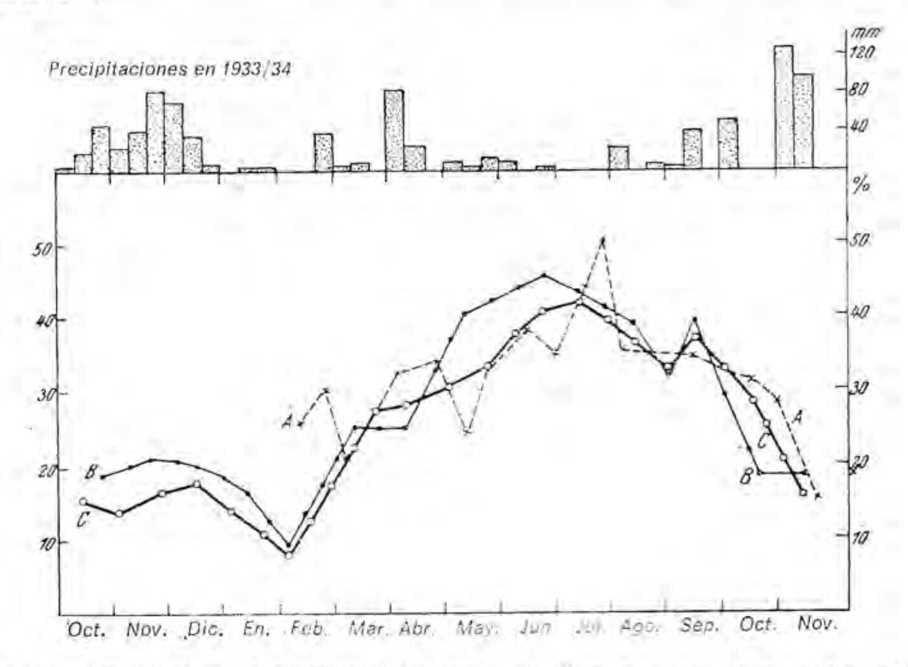


FIG. 234. Precipitaciones y aireación de los suelos de distintas comunidades en Montpellier (según BHARUCHA, 1932, y SOROCEANU, 1936).

A, Brachypodietum ramosi 1931/32; *B, Brachypodietum phoenicoidis typicum* 1933/34; *C, Brachypodietum phoenicoidis brometosum* 1933/34.

ADRIANI (1934) ha investigado los contenidos en agua y aire de algunos suelos aluviales poco aireados de las asociaciones halófilas de las lagunas cerca de Montpellier durante el período de vegetación principal, entre abril y agosto, obteniendo las curvas características mostradas en la figura 235. Las asociaciones investigadas están sobresaturadas de agua en invierno y principios de la primavera y sufren una deficiencia de aire. En el *Trifolietum maritimi*, entre abril y mayo, y en las comunidades de *Salicornietalia*, algo más tarde, tiene lugar una inversión. El agua desciende a un mínimo y el contenido en aire aumenta muchísimo. Los mayores contrastes los muestra el *Trifolietum maritimi*, cuya vegetación, compuesta principalmente por terófitos, está ya en mayo completamente seca. El *Arthroçnemetum*, extremadamente halófilo, constituye una excepción, ya que los contenidos en aire y en agua se diferencian siempre muy poco,

como consecuencia de la estructura muy finamente dispersa del suelo (figura 235).

El punto de intersección anual entre las curvas del contenido en agua y en aire para cada asociación está desplazado tanto más hacia finales de primavera cuanto más alto, esto es seco, sea dicho punto. Este indica el punto de inver-

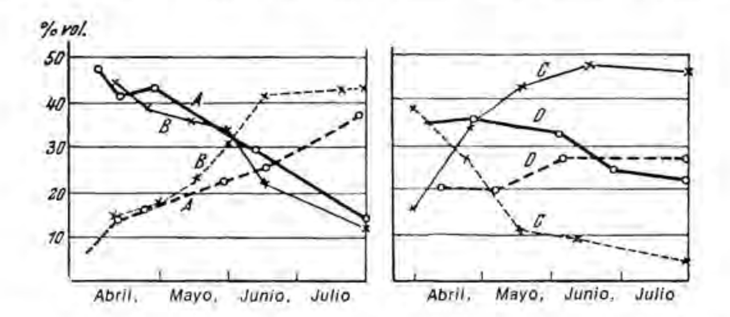


FIG. 235. Contenido en agua y aireación del suelo en asociaciones halófilas lagunares en Palavas (Montpellier) durante el período principal de vegetación (según ADRIANI, 1934).

A Salicornietum fruticosae, B Salicornietum herbaceae, C Trifolion maritimi, D Arthrocnemetum

sión, cuando el contenido en aire pasa de la zona de mínimo a la de máximo, o a la inversa, cuando el factor agua pasa de la zona de máximo a la de mínimo. Para las comunidades afectadas, el contenido en aire es decisivo en invierno y el contenido en agua en verano. Cuanto más desplazado hacia el verano se encuentre el punto de intersección, mejor será el panorama que le espera a la planta para soportar la sequía estival sin daños.

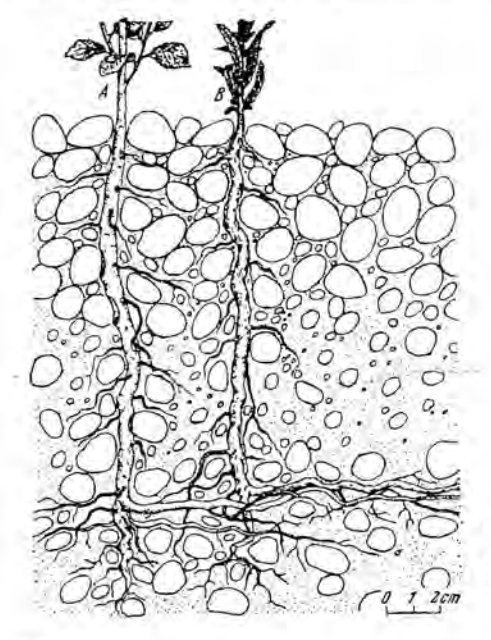


FIG. 236. *Populus nigra* (*A*) y *Salix* (*B*) en el pedregal de un río. Por encima del horizonte gley las raíces transcurren horizontalmente (según TCHOU, 1949).

El *Centunculo-Anthoceretum* medioeuropeo sufre también durante una gran parte del año una deficiencia en aire. Hasta mayo no empieza a aumentar el contenido en aire; alcanza su máximo en julio y agosto. La asociación constituida exclusivamente por terófitos puede empezar a desarrollarse cuando el contenido en aire sobrepasa un cierto mínimo, que coincide con finales de mayo o principio de junio. Tal como subraya MOOR, también aquí el contenido anual de agua, y no la capacidad de agua, es decisivo para el desarrollo.

Los valores muy bajos de aireación son indicadores de gleificación; en el glei permanente la vida vegetal se reduce al mínimo. Cuando las raíces alcanzan el horizonte glei pobre en aire su curso se vuelve horizontal (Fig. 236).

Las variaciones anuales en el contenido en aire de un perfil del *Populetum albae* en Montpellier han sido consideradas por TCHOU (1949) (Fig. 237). DUCHAUFOUR (1960) señala como árboles que no soportan la inundación del suelo: *Abies alba, Pinus nigra, Quercus robur, Fagus silvatica.*

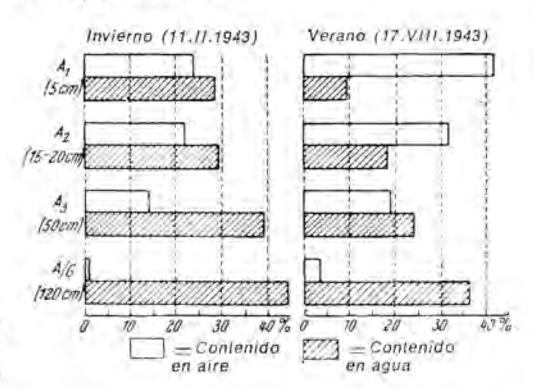


FIG. 237. Contenido en agua y aire en un perfil del suelo del *Populetum albae* en verano e invierno (según TCHOU, 1948).

El contenido en oxígeno del suelo y sus efectos ecológicos han sido tratados por HESSELMAN (1910), RUSSELL y APPLEYARD (1915) y CANNON (1924), entre otros, y de un modo especialmente profundo por ROMELL (1922, donde da abundantes citas bibliográficas).

Si los demás factores permanecen constantes, el déficit en oxígeno y exceso de anhídrido carbónico a una profundidad dada son directamente proporcionales a la actividad del suelo. A igual actividad (producción de CO_2) y distribución de actividad en el suelo, los valores indicados son inversamente proporcionales al contenido en aire del suelo correspondiente. En los suelos de dispersión grosera el tamaño de los granos es de importancia secundaria para la aireación. Pero en los suelos arcillosos de dispersión fina la aireación está muy disminuida (aproximadamente a 1/100 de la aireación normal). El agua del suelo es la que opone la mayor resistencia a la aireación. Taponando los poros con agua desciende aproximadamente hasta 1/10 000 del valor normal.

La actividad y contenido en aire de los horizontes superiores del suelo son decisivos para su ventilación. Por lo demás, se presentan también oscilaciones considerables con el tiempo, de modo que muestras aisladas dicen poco de las verdaderas condiciones de aireación. ROMELL encontró siempre el mayor déficit de oxígeno con el máximo exceso de CO_2 en suelos que eran tan húmedos que al tomar la muestra de suelo se cogía también agua; carencia casi absoluta de O_2 la presentaron los suelos de humus bruto cenagosos. Por el contrario, el

humus bruto del peor tipo en un hayedo dio valores normales de O_2 y CO_2, incluso después de períodos de lluvia.

El contenido en oxígeno de los estratos superficiales con raíces se acerca al atmosférico y se mantiene generalmente entre el 18 y el 20% en volumen. LIVINGSTON y FREE (1917) observaron que la labiada *Coleus blumei* en ausencia de oxígeno deja de absorber agua por las raíces al cabo de pocas horas. Sin embargo, *Salix nigra* no se vio afectada de ningún modo. HUNTER y RICH (1925) estudiaron la influencia de la aireación sobre la intensidad de la germinación de las semillas de *Impatiens*. La curva de germinación en suelos bien aireados asciende mucho más rápidamente que en los mal aireados (Fig. 238). Con la profundidad en el suelo varía el contenido en anhídrido carbónico de la atmósfera del suelo. En los suelos ligeros desciende rápidamente, mientras que en los de otra dispersión puede mantenerse casi igual a las mayores profundidades.

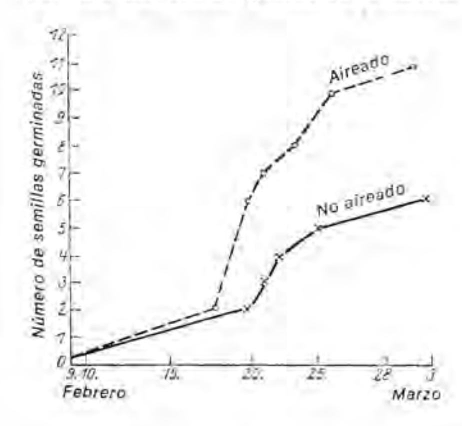


FIG. 238. Aireación del suelo y germinación de las semillas de *Impatiens* (según HUNTER y RICH, 1925).

ROMELL (1922) da medidas comparativas de la formación de anhídrido carbónico a distintas profundidades en suelos de comunidades naturales en Suecia. En un hayedo con estrato inferior de *Vaccinium myrtillus* encontró los siguientes contenidos de CO_2 en el suelo:

CO_2 a 15 cm de profundidad, 0,2%; a 30 cm, 0,4%; a 60 cm, 0,4%.

El suelo estaba, por tanto, bien aireado. Sin embargo, en un suelo encharcado de bosque caducifolio de ribera midió:

	a 15 cm	30 cm	45 cm de profundidad
CO_2	0,2	1,0	2,0%
O_2	21	20	16 %

A 45 cm de profundidad la acumulación de anhídrido carbónico en el bosque de ribera ya es tan considerable que sólo pueden crecer en él algunas plantas leñosas muy determinadas: algunos sauces y sobre todo el aliso (*Alnus glutinosa*). Las concentraciones de CO_2 del 1 al 2% pueden ser ya tóxicas para algunas plantas; a un 4%, las semillas de *Brassica alba* (a 3° de temperatura) ya no germinan (KIDD, 1914), y a un 25% de CO_2 cesa totalmente el crecimiento de las raíces de *Covillea tridentata*, *Krameria canescens* y *Mesembryanthemum* sp. al cabo de pocas horas (CANNON, citado en ROMELL, 1922).

La producción de CO_2 es mejor indicador de la actividad biológica del suelo que el contenido en bacterios.

La producción de CO_2 es máxima en el horizonte en que se forma moder (MELIN, 1928; ROMMELL y HEIBERG, 1931); en el humus superpuesto es menor. Algunos hongos del suelo, como *Cladosporium herbarum* producen en el horizonte en que se forma moder hasta 60 veces más CO_2 que en el humus superpuesto sin descomposición.

En la descomposición de la materia orgánica bajo la acción conjunta de los organismos del suelo, la respiración de las raíces, etc., se libera mucho anhídrido carbónico en el horizonte de formación de moder y se cede a la «fitosfera» del bosque (respiración del suelo). Esta respiración del suelo está estrechamente relacionada con la temperatura y la humedad y presenta unas curvas diaria y anual características (véase GUT, 1929).

Las observaciones de LUNDEGÅRDH mostraron que el contenido en anhídrido carbónico, como factor del hábitat, puede variar rápidamente. En un cenagal de *Carex vesicaria* (*Caricetum rostrato-vesicariae*) con *Peucedanum palustre* midió valores de 1,24% de CO_2 y tan sólo a 2 m de distancia y a la misma profundidad (15 cm) en un bosque de aliso con *Oxalis* y *Maianthemum* fueron de 0,24 a 0,5% de CO_2.

FÉHER y KILLIAN (1938) demostraron que incluso en el desierto hay respiración del suelo.

Los micrófitos abundantes en los suelos desérticos se reclutan entre los bacterios (*Bacillus,* especies de *Clostridium* y de *Cellulomonas, Actinomyces nigricans, Micrococcus candicans,* etc.), los hongos (especies de *Aspergillus, Mucor* y *Trichoderma, Penicillium crustaceum,* etc.) y las algas del suelo (*Cistococcus, Chlorococcus, Botrydiopsis, Eremosphaera,* etc.). Incluso un extremo déficit de agua, como el que existe en el desierto, no es suficiente para acabar totalmente con la vida de los microorganismos.

7. Economía térmica del suelo y vegetación [1]

Economía térmica del suelo. La temperatura del suelo depende por una parte de los factores externos y por otra de las características del suelo. Entre estas últimas se cuentan la capacidad calorífica, la conductividad del calor y la capacidad de dilatación por el calor, así como la capacidad de absorción de las radiaciones térmicas.

Para aumentar 1 °C la temperatura de 1 g de agua hay que suministrarle 1 cal.

Según S. J. RICHARDS (1932), la capacidad calorífica de los componentes minerales del suelo es por término medio de 0,2 cal por gramo y por °C, mientras que para los suelos que contienen humus podemos considerar valores de 0,26. De estas cifras resulta claro que un suelo con un contenido elevado de agua ha de recibir una cantidad de calor considerablemente superior para alcanzar la misma temperatura que un suelo con un contenido bajo en agua. Los suelos húmedos se llaman por ello suelos «fríos», porque al aumentar la temperatura externa permanecen aún fríos durante largo tiempo, mientras que los suelos secos que se calientan rápidamente son los llamados «calientes».

La conductividad calorífica específica (número de calorías transportadas por un cubo de 1 cm de arista cuando la diferencia de temperatura es de 1 °C) de

[1] Revisiones bibliográficas: véanse también S. J. RICHARDS y colaboradores, 1952.

los componentes minerales del suelo es de 0,2; la del agua es 0,0016, y la del aire, 0,00005. Las condiciones del transporte de calor en el suelo son enormemente complicadas y los valores que da SHAW (1952) de la conductividad del calor del suelo oscilan entre 0,03 y 0,00037. En general desciende según la siguiente serie: arena>limo>arcilla>turba.

Difusión del calor. Las diferencias de temperatura en el suelo tienden a igualarse a través del transporte del calor. Las variaciones en la temperatura del suelo dependen, según PATTEN (1909), más de la difusión del calor que de la conductividad. La capacidad de difusión del calor condiciona la variación de temperatura que tiene lugar en un punto determinado del suelo, cuando el calor fluye de un lugar a otro.

Una parte de la radiación incidente es reflejada por la superficie del suelo y otra parte es absorbida. La superficie del suelo irradia también radiaciones de onda larga. Según los datos de HAGAN (1952), los suelos desnudos absorben entre un 50 y un 80% de la radiación incidente.

Aporte de calor. El calor aportado a un suelo es en primer lugar el resultado de la radiación solar incidente (véase pág. 200). El calor terrestre se pone de manifiesto en horizontes más profundos del suelo. Al humedecerse un suelo seco se libera calor, lo mismo que en la condensación de vapor de agua o en los procesos químicos y biológicos del suelo. Las precipitaciones calientes, las aguas forasteras y el aire pueden también suministrar calor al suelo.

El suelo *pierde calor* por irradiación, evaporación de agua y, por último, por pérdidas de agua caliente.

Temperatura del suelo. Normalmente interesa más conocer la temperatura del suelo que su contenido calórico. La temperatura es la que influye directamente sobre los procesos químicos y biológicos del suelo. La temperatura está sometida a grandes oscilaciones en el tiempo y en el espacio. Por ello, junto a los valores medios y extremos, es muy importante indicar el régimen térmico.

A MAURER (1916) le debemos medidas acerca de las relaciones entre la temperatura del suelo y la atmosférica. Se refieren a la temperatura del suelo a 120 cm de profundidad (horizonte de las raíces de los árboles en un suelo bueno).

TABLA 41. *Temperaturas medias del suelo al aumentar la altitud sobre el nivel del mar en los Alpes suizos* (según MAURER, 1916)

Altitud sobre el nivel del mar (m)	Temperatura del suelo a 120 cm de profundidad (°C)	Exceso de temperatura del suelo con respecto a la atmosférica (°C)
600	9,0	0,5
900	7,8	1,0
1200	6,5	1,3
1500	5,3	1,7
1800	4,0	2,0
2100	2,7	2,3
2400	1,3	2,5
2700	0,0	2,7
3000	−1,3	2,9

La temperatura relativa del suelo muestra, por tanto, un incremento regular al ascender en las montañas. Mientras que la media anual de la temperatura atmosférica alcanza ya el punto de congelación algo por encima de los 2000 m en los Alpes, la temperatura del suelo no alcanza este valor hasta una altura de 2700 m de altura.

El interesante trabajo de HENNE (1894) acerca del calentamiento del estrato superior de suelos de distintos colores estudia la dependencia de la temperatura del suelo con respecto a las condiciones físicas. Las medidas se extienden

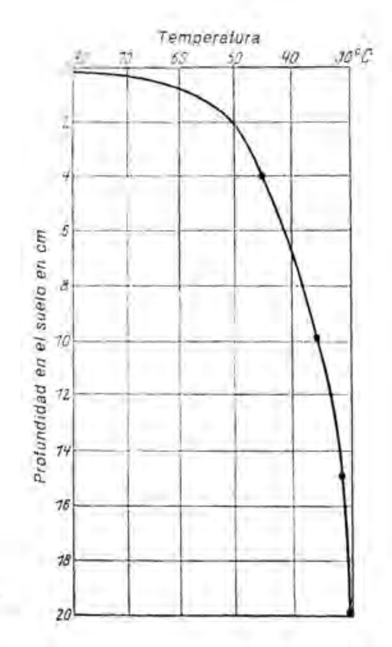


FIG. 239. Descenso de la temperatura con la profundidad en el semidesierto de Arizona (según SINCLAIR).

por un lapso de tiempo de siete meses (de abril a octubre) y se realizaron en el jardín de Experimentación Forestal de Adlisberg, junto a Zürich, a 3 y 5 cm de profundidad (tabla 42).

La temperatura atmosférica promedio fue de 14,2° y la media de las máximas de 15,6 °C. La temperatura del suelo durante los siete meses investigados fue sensiblemente superior a la correspondiente del aire y la de los suelos negros

TABLA 42. *Temperaturas del suelo entre 3 y 5 cm de profundidad en un pedregal sin humus* (según HENNE, 1894)

Tipo de roca	Color del suelo	Media (°C)	Máxima media (°C) (13 horas)
Pizarras de los Grisones	negro	16,8	20,4
Verrucano	rojo	16,8	20,3
Neis	amarillo grisáceo	16,2	19,5
Caliza jurásica	amarillo	15,9	18,2
Caliza cretácea	gris	15,4	17,5
Suelo arcilloso		15,4	17,5

bastante más que la de los suelos de otro color. Así se explica el carácter más termófilo de la vegetación serpentinícola, considerada como relictual (véase página 341).

El descenso de temperatura con la profundidad en el suelo es tanto más rápido cuanto más se calienten los estratos superiores. Incluso a las mayores temperaturas superficiales (70 a 80°) el calor casi no es perceptible a 15 cm de profundidad (Fig. 239, véase también pág. 393). Por ello las raíces profundas no están nunca sometidas a temperaturas excesivas. El peligro de muerte por efecto del calor afecta, pues, principalmente a las plántulas y rebrotes.

Mientras las máximas del horizonte superior del suelo pueden superar con mucho a las de las capas más inferiores del aire (véase KRAUS, 1911; GEIGER, 1961), las mínimas son poco inferiores a las correspondientes a las capas

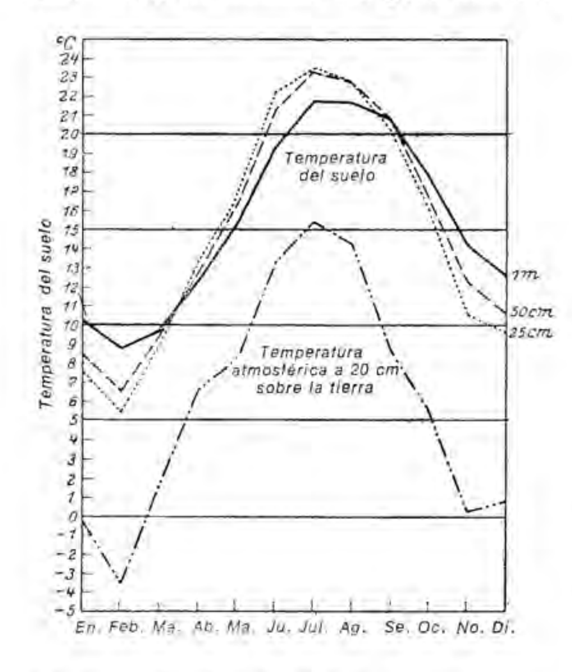


FIG. 240. Curso anual de la temperatura del suelo a distintas profundidades (0,25, 0,50 y 1 m) en Montpellier (1901), nueve de la mañana (según Bull. Météorol.).

inferiores de aire. La helada penetra tanto más rápidamente y con mayor profundidad, cuanto más densa sea la estructura del suelo. Los suelos húmicos ligeros son, por ello, los más resistentes a la penetración del frío. Pero como en las regiones frías de la Tierra las temperaturas más bajas coinciden con la presencia de un manto aislante de nieve, casi no se presentan daños en las raíces debido a la helada. Naturalmente, la hojarasca y los estratos de líquenes y de musgos son acusadamente aislantes.

La figura 240 representa la variación anual de la temperatura a distintas profundidades del suelo (medidas por la mañana) (datos de HOUDALIS, Service Météorologique).

Temperatura del suelo y vegetación. En los pantanos «fríos» de la zona templada se encuentran especies nórdicas, subalpinas e incluso alpinas, aisladas en el dominio del haya. Las turberas subalpinas de las regiones medioeuropeas inmediatas a los Alpes y a los Cárpatos, donde en mayo y junio todavía está

helado el suelo a 15 ó 20 cm de profundidad, son conocidas como refugios de reliquias glaciales de las dos últimas glaciaciones, que se han podido mantener frente a la competencia de las especies más propias del ambiente gracias, sobre todo, a las bajas temperaturas del suelo.

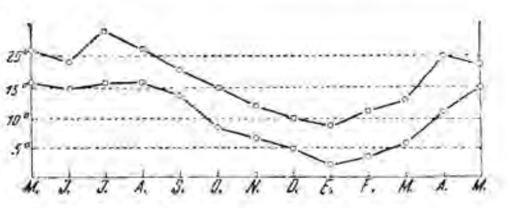


FIG. 241. Máximas y mínimas mensuales de temperatura en el *Molinietum mediterraneum* del Languedoc a 5 cm de profundidad (según ZITTI, 1938).

Al revés, el color oscuro de los suelos poco cubiertos de césped, de basalto, fonolíticos y de serpentina (como en general los suelos de colores oscuros, secos y permeables) son apropiados para comunidades amantes del calor, más meridionales (suelos volcánicos del Hegau, del Kaiserstuhl, de Auvernia; serpentinas del valle del Mur en Estiria; basaltos del sur de Francia). En toda Europa tiene fama la flora y la vegetación de los basaltos de Roquehaute junto a Agde, donde en un pequeño espacio coinciden gran cantidad de hepáticas y fanerógamas raras, cuya distribución principal es mucho más meridional, y corresponde al norte de Africa. La asociación meridional de *Isoëtes setacea* con *Marsilia pubescens, Pilularia minuta, Peplis erecta,* etc., no se desarrolla en toda Francia de un modo tan rico y vigoroso como alrededor de las lagunas negruzcas de Roquehaute, donde en verano se va desecando lentamente, durante semanas, una verdadera masa fangosa.

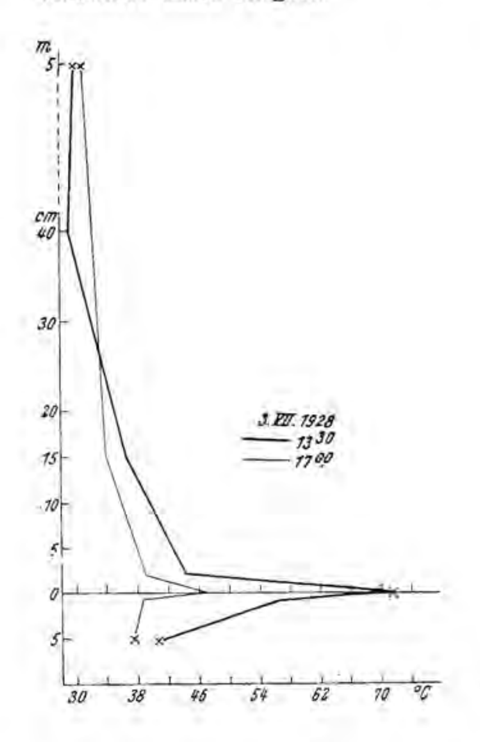


FIG. 242. Temperaturas en el pastizal xérico del valle del Main (según VOLK, 1937).

En la misma región, pero sobre un suelo aluvial ligero con el nivel del agua freática alto, la temperatura del suelo es tan baja, incluso en verano, que puede desarrollarse bien el *Molinietum mediterraneum* compuesto por especies medioeuropeas, tal como lo ha descrito ZITTI (1938). Las máximas estivales a 5 cm de profundidad no sobrepasan los 24 °C, mientras que en la garriga de *Quercus coccifera* alcanzan los 32 °C y en las asociaciones de pastizales secos del *Thero-brachypodion* llegan a los 40° o más (Fig. 241).

En las comunidades pluristratificadas, matorrales y bosques, la temperatura del suelo es algo inferior y está más equilibrada que en terreno libre. Por ello, según BÜHLER (1918), las semillas de los árboles germinan más lentamente a la

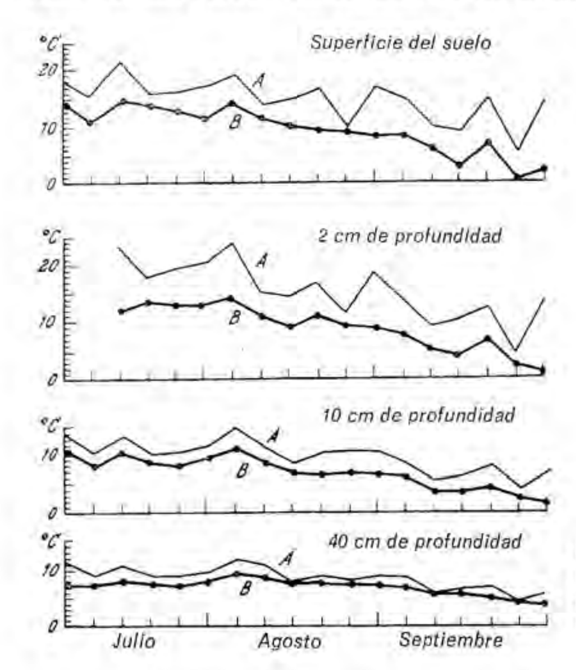


FIG. 243. Media semanal de las temperaturas al mediodía en verano en un perfil del suelo de un *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*A*) y de un *Empetretum* (*B*) (según LÜDI, 1948).

sombra del bosque. En los claros germinan mejor en la parte central. Sin embargo, aquí debe intervenir la luz como factor favorecedor de la germinación.

Las mayores temperaturas del suelo se alcanzan en las comunidades uni o bistratificadas de las regiones áridas.

La radiación intensa calienta más al estrato superior del suelo; las pequeñas almohadillas oscuras de musgos en determinadas circunstancias pueden calentarse hasta 70 °C, incluso en la Europa media. Sin embargo, ya a 1 cm de profundidad la temperatura desciende a 55,5° (Fig. 242).

SINCLAIR ha medido en el desierto de Arizona, a 4 cm de profundidad, temperaturas de 45 °C (Fig. 239).

En el *Barbuletum gracilis* de la garriga del sur de Francia, la temperatura del suelo a 2 cm de profundidad alcanzó en mayo ya más de 50°, lo que tiene como consecuencia que esta comunidad de terófitos empiece a marchitarse muy pronto.

Cuando estas temperaturas van asociadas a una sequedad intensa, sólo podrán soportarlas largo tiempo pocas plantas, caméfitos y nanofanerófitos, mien-

tras que los terófitos y los geófitos las rehuirán adaptando su período de vegetación y quedando en reposo en la época cálida. Las plántulas de árboles mueren. RAMANN (1911, pág. 397) ha observado en la estepa del sur de Rusia, junto al Dnieper, gran número de robles de un año, en cuyo tallo había muerto una zona de apenas un milímetro de grueso junto a la superficie del suelo. La única causa que podía haber provocado el daño era el calor.

LÜDI (1948) ha realizado observaciones en serie del curso de la temperatura en verano a distintas profundidades del suelo en comunidades alpinas de pastizales y arbustos enanos en el Oberland bernés, a 2000 m de altitud sobre el nivel del mar (Fig. 243). A 40 cm de profundidad la temperatura sólo tiene oscilaciones pequeñas, sobre todo en la landa de arbustos enanos.

8. Consistencia del suelo y vegetación

Por consistencia del suelo en su sentido más amplio se entiende la resistencia que ofrece un cuerpo frente a una deformación.

La consistencia se basa en las fuerzas de adhesión y cohesión entre las partículas del suelo. Depende:

del tipo y proporción de los distintos componentes del suelo, especialmente de los minerales de arcilla y del humus;
de la granulación,
de la dotación de iones de cambio,
de la estructura del suelo y
del contenido en agua.

Los componentes, la granulación, la dotación de intercambio y la estructura de un suelo determinado pueden considerarse constantes en un mismo suelo si no consideramos las oscilaciones anuales ni la evolución del suelo a largo plazo. El contenido en agua, por el contrario, es muy variable y al mismo tiempo tiene la mayor influencia.

En los suelos no alterados de estratificación natural, la consistencia equivale a la estabilidad de la estructura del suelo. En el desgaste mecánico de los suelos es decisiva la consistencia para el comportamiento del suelo.

Deslizamientos de tierra y solifluxión se presentan tan sólo cuando el suelo ha sobrepasado un contenido crítico en agua. La resistencia que opone un suelo a una deformación actúa contra el crecimiento de las raíces y de los vástagos. Los horizontes, terrones y concreciones compactos, esto es, los estratos densos y duros, no pueden ser atravesados por las raíces ni por las plántulas. Así se limita la extensión de la rizosfera y disminuyen las posibilidades de obtención de agua y de nutrientes, así como de fijación. Las costras superficiales pueden impedir el paso de los retoños.

En las margas compactas del eoceno y del cretáceo ocupadas por el *Rosmarino-Lithospermetum* en el sur de Francia no se presentan terófitos y los mismos hemicriptófitos se desarrollan muy poco (véase pág. 508).

Si se trabajan mecánicamente los suelos, que son compactos cuando están húmedos, y cuando están secos son duros, se arrancan las raíces finas y se rompen las plántulas. Se pueden dar desprendimientos también a consecuencia de la helada, así como en los suelos resbaladizos y reptantes.

9. Color del suelo

El color del suelo está determinado en primer lugar por sus componentes:

rojo:	hematita, óxido férrico totalmente deshidratado
naranja:	goetita, óxido férrico parcialmente deshidratado
amarillo:	limonita, hidróxido férrico
verde a azul:	compuestos ferrosos, entre otros, vivianita
violeta a negro:	óxido mangánico
negro:	sulfuro de hierro
blanco:	calcita, yeso, cuarzo
gris:	cuarzo
pardo:	humus (cuanto más humus, más oscuro será el pardo)

(El pardo resulta de una mezcla de amarillo, naranja o rojo con gris. Cuanto más negro haya, más oscuro será el pardo. Amarillo y gris forman un pardo sucio, rojo y gris un pardo cálido.)

El agua da una tonalidad fresca y oscura al suelo.

Si los componentes del suelo proceden de la roca madre, su color también procederá de ella.

Sin embargo, en la formación del suelo sus componentes se transforman y otros se forman de nuevo. El color es un indicador de las características del suelo muy bueno y además evidente y determinable de un modo objetivo.

Gris fresco. Si un suelo con avenamiento normal sobre una roca sedimentaria mixta tiene un color gris fresco homogéneo (en el horizonte húmico casi negro), ello significa que los silicatos casi no han tenido meteorización química y no han liberado, por tanto, nada de hierro. De aquí puede deducirse que el suelo todavía contiene cal, que impide una hidrólisis ácida de los silicatos.

Herrumbroso. Si los horizontes minerales de un suelo tienen un color oxidado homogéneo es señal de que hay hidróxido férrico. Por tanto, el suelo está bien aireado. Si la roca madre no tiene color oxidado, el hidróxido férrico ha tenido que formarse a partir de los silicatos por hidrólisis ácida. El suelo ya no contiene, por tanto, carbonatos y está más o menos acidificado.

De azulado a verdoso. Si un horizonte mineral en un suelo húmedo tiene un color homogéneo azulado o verdoso será indicio de que el hierro está en forma bivalente. Por tanto, han de reinar siempre condiciones reductoras en el suelo (horizonte G^r, véase más abajo).

Manchas de óxido (generalmente unidas a concreciones de Fe^{III} y Mn^{IV}) en un horizonte azulado o verdoso será indicio de que en este horizonte reinan condiciones reductoras, esto es, húmedas, y que en ocasiones y localmente se establecen condiciones oxidantes, esto es, entrada de aire. Como consecuencia, el suelo es de humedad variable (horizonte G^0, eventualmente horizonte de pseudoglei u horizonte marmorizado).

Empalidecimientos en un horizonte oxidado indican una reducción total o un transporte local de hierro férrico, sobre todo en torno a los tubos de las raíces (horizonte pseudogleificado o marmorizado).

Horizontes blanqueados. Un horizonte blanqueado en un suelo con avenamiento normal es un índice de arrastre de hierro férrico. Este proceso es característico de la podsolización (horizonte A_2 de un podsol; véase más abajo).

Gránulos blanqueados aparecen al iniciarse la podsolización en los horizontes humosos. Las sustancias húmicas han deshecho la cubierta de hidróxido férrico de estos gránulos y han fijado el Fe^{III}.

Blanca es la calcita recristalizada (eflorescencias y costras calizas). Son indicio de que el suelo se seca mucho temporalmente, de modo que la cal, normalmente disuelta, vuelve a precipitar.

Pardo claro a negro corresponde a los horizontes húmicos. En los suelos con avenamiento normal suele aumentar la intensidad del color a medida que aumenta el contenido en humus.

Determinación del color. Para determinar objetivamente el color del suelo se utilizan las Munsell Color Charts [1], Tablas de Colores Unesma [2], u otras de colores estandarizados.

Importancia del color para los suelos y la vegetación. El color sólo tiene importancia directa en lo que se refiere a la absorción de las radiaciones: los cuerpos oscuros absorben más que los claros, por lo que los suelos oscuros favorecen la vegetación termófila (véase pág. 342). Esta influencia será menor allí donde el suelo esté cubierto por la vegetación.

10. Organismos del suelo y vegetación

a) Animales del suelo y vegetación

El número de microorganismos y animales que viven constante u ocasionalmente en el suelo es enorme. Según Stöckli (1946), los suelos de prados (debe de ser *Arrhenatherion*), por ejemplo, albergan en los 15 cm superiores no menos de unos 25 000 Kg de seres vivos por hectárea, a los que corresponden las siguientes proporciones volumétricas:

Lombrices, enquitreidos, coleópteros y sus larvas, larvas de dípteros y orugas, grillos, hormigas y esfégidos: 4320 dm^3 por hectárea.

Caracoles, nemátodos, milpiés, ciempiés y otros miriápodos, proturos, dipluros e isópodos, colémbolos, ácaros, arañas, estafilínidos, piojos, etc.: 141 dm^3 por hectárea.

Los microorganismos, algas, bacterios, hongos y protozoos, con 18 800 dm^3, son los que predominan.

Incluso en los suelos húmicos y minerales de Spitzberg se desarrolla una fauna de protozoos rica y ésta es muy semejante a la de la zona templada. A un intenso desarrollo de la fauna de protozoos le corresponde muchas veces una flora bacteriana empobrecida; el desarrollo bacteriano y su actividad parecen estar influidos desfavorablemente por la presencia de grandes cantidades de protozoos.

Resumiendo, la acción de los animales del suelo sobre él puede caracterizarse del siguiente modo. Consumen una cantidad enorme de materia orgánica y al morir vuelven a formar humus. Los materiales formadores de humus son desmenuzados en primer lugar por los animales del suelo, con lo que se los prepara para la descomposición química y microbiana subsiguiente. Muchos animales del suelo captan también sustancias minerales junto a las orgánicas y las mezclan íntimamente. En el tracto digestivo de las lombrices tiene lugar una mezcla particularmente intensa y estable. La mayor parte de la materia orgánica

---

[1] The Munsell Color Company, Inc. 10, East Franklin Street, Baltimore 2, Md., U.S.A.

[2] Verlag Unesma G.m.b.H., Grossbothen, Deutschland.

tomada del suelo vuelve a él con los excrementos y está, en parte, mal digerida, en parte descompuesta, en parte transformada y eventualmente humificada. Los nutrientes han pasado en parte a formas fácilmente asimilables.

Los excrementos representan agregados más o menos estables de forma y tamaño característicos. La estructura del suelo se hace más mullida también debido a la acción de escarbar y horadar de los animales del suelo. El agua, la temperatura y la aireación del suelo se ven favorecidos en general por los animales del suelo.

Los animales mezclan el suelo constantemente. Transportan la materia orgánica a mayor profundidad. La materia mineral nueva es transportada desde el fondo hasta la superficie; los horizontes superiores se enriquecen en bases nuevas y se rejuvenece el suelo. Muchas veces se difuminan los límites entre los horizontes.

Naturalmente, la actividad de las distintas especies animales es cualitativa y cuantitativamente distinta y además varía según las condiciones del suelo. Sin embargo, hasta ahora se han realizado muy pocas investigaciones exactas (véase KEVAN, 1962).

DARWIN señaló ya la importancia de las lombrices en la elaboración del suelo. De todos modos, sólo hay dos especies de distribución e importancia general: *Lumbricus terrestris* y *Allolobophora terrestris*. Según SATCHELL (1960), los restos vegetales en el suelo pueden pasar varias veces a través del tracto digestivo de las lombrices, y un suelo rico en ellas se enriqueció en nitrógeno y amonio en cincuenta días un 23% más que un suelo sin lombrices. LEUTENEGGER (1950) trata también de la influencia de los gusanos en la estructura del suelo.

Las lombrices son más abundantes en los suelos cercanos a la neutralidad; son raras en los suelos ácidos. De todos modos, WHERRY (1924) ha observado también *Helodrilus lönnbergi* en suelos de turbera con *p*H 4,7, y *Lumbricus rubellus* llega a suelos de *p*H 3,6 (SATCHELL, 1960).

Según MORRIS (1922), HANDSCHIN (1925) y GISIN (1947), los colémbolos son habitantes normales de los horizontes superiores del suelo, pero en ocasiones se introducen a mayores profundidades, buscando mejores condiciones vitales.

En los manglares tropicales hay pequeños cangrejos que desmenuzan los restos orgánicos.

Según FRANZ (1941), la mayoría de los animales del suelo se acumulan en el horizonte superior. El suelo de pradera del *Arrhenatherion* en el fondo del valle de Admont no tenía prácticamente ningún ser vivo animal a más de 25 cm de profundidad, y el suelo de localidades de mayor altitud ya no tenía a 10 cm de profundidad prácticamente ningún animal.

Los suelos cálcicos de las comunidades basófilas de pastizales son relativamente ricos en animales, especialmente en nemátodos. Los suelos con reacción neutra del *Elynetum* son mucho más pobres; sin embargo, a pesar de estar en localidades altas (2500 a 2650 m) tienen pocos organismos menos que los suelos de localización más baja de los representantes del *Nardetum* acidófilo situado a 700 ó 1200 m s.n.m. (tabla 43).

HEINIS (1920) encontró todavía a altitudes superiores a 3500 m gran número de rizópodos, rotíferos y nemátodos en el interior de las almohadillas de *Androsace* y *Saxifraga*. En otras comunidades vegetales alpinas predominaban los nemátodos y los protozoos junto a bacterios y diatomeas, siendo menos abundantes los rotíferos, tardígrados y ácaros (HEINIS, 1937).

TABLA 43. *Número de animales edáficos en los 3 cm superiores de 1 m² de suelo bajo comunidades pratenses en el Tirol a distintas altitudes* (FRANZ, 1941).

Prados	Pradera segable del *Arrhenatherion*	*Nardion*	Pastizal de los *Seslerietalia coeruleae*	*Elynetum*
Lugar ... ... Altitud	Admont 620 m Número	Admont 710 m Número	Gamsgrube 2100 m Número	Burgstall 2650 m Número
Nemátodos	1 560 000	600 000	2 000 000	570 000
Rotíferos	140 000	—	67 000	17 000
Tardígrados	—	—	33 000	—
Acaros	8 920	3 568	5 152	8 268
Caracoles	880	—	32	932
Coleópteros	168	104	128	32

Según KUBIËNA (1948), el humus bruto muy ácido es pobre en animales y bacterios; predominan en él los hongos. En el moder se presentan sobre todo en gran cantidad los ácaros y los colémbolos. Estos desmenuzan los materiales formadores de humus, pero al parecer contribuyen muy poco a la humificación. En el moder mulliforme los artrópodos realizan ya una mezcla bastante intensa de materiales orgánicos y minerales, lo mismo que las lombrices. En el mull verdadero dominan las lombrices.

En el estrato de hojarasca de los bosques de *Fagion*, junto a Nancy, REMY (1931) ha distinguido varias comunidades de pequeños animales que se subordinan unas a otras y cada una corresponde a un microhábitat.

En el horizonte superior de hojas duras, aún poco modificadas, acumuladas de un modo laxo, bien aireadas y con iluminación bastante intensa, viven algunas arañas, litobios, ortópteros, etc.

En el segundo horizonte la hojarasca es más flexible, más compacta, algo húmeda, con pequeñas cavidades débilmente iluminadas y con atmósfera saturada de humedad. Allí vive una fauna abundante compuesta por turbelarios, nemátodos, oligoquetos, caracoles, pseudoscorpiones, pequeñas arañas, ácaros (muchos ciegos), insectos de los grupos inferiores (colémbolos, entre otros), etc.

El tercer horizonte está formado por una masa foliar en descomposición atravesada por hifas de hongos. La temperatura es relativamente baja y las cavidades muy pequeñas contienen frecuentemente, después de la lluvia durante semanas, una fina capa de agua. Esta capa húmeda es el lugar preferido de algunos oniscoideos (*Trichoniscus, Haplophthalmus*), proturos (*Acerentulus, Acerentomon, Eosentomon*), nemátodos, tardígrados, etc.

Como vemos, el mantillo corresponde por lo menos a tres hábitats biológicamente distintos.

Una rica microfauna, compuesta por ácaros, nemátodos, enquitreidos, tardígrados, ciliados, rizópodos y rotíferos, habita también la rizosfera hasta unos 15 cm de profundidad en el suelo.

b) MICROFLORA DEL SUELO

La microflora del suelo se compone de innumerables bacterios, actinomicetes, hongos y algas que viven preferentemente en la rizosfera, donde desarrollan una actividad muy intensa. Se ha intentado caracterizar con más precisión la

microflora de distintos suelos, pero no se ha avanzado mucho, porque los métodos sencillos de recuento no son suficientes y deben considerarse también las especies. Generalmente se estudian y tratan las algas, hongos y bacterios del suelo en relación a su comportamiento frente a los procesos importantes del suelo, como la fijación de nitrógeno, la nitrificación y la humificación, pero se sabe muy poco de sus limitaciones y dependencias mutuas.

Hongos del suelo. MOSCA, A. M. L. (1960), investigó el suelo de varias comunidades vegetales de España, considerando su contenido en hongos micromicetes, sin que pudieran reconocerse regularidades.

Una población muy homogénea de *Pinus laricio* de Aragón tenía una vegetación de hongos del suelo muy heterogénea. Diez muestras del horizonte superior del suelo (hasta 10 cm) dieron un total de 78 especies. Pero sólo dos especies estaban presentes en todas las muestras; tres especies se encontraron en tres pruebas, y las restantes 75 especies se distribuían irregularmente en las diez muestras.

Los suelos de las comunidades halófilas del *Suaedetum brevifoliae* de la estepa del Ebro son considerablemente más pobres en especies que los suelos forestales; muestran también una mejor concordancia de especies en las distintas muestras. Entre las especies dominantes o más frecuentes se limitan a los suelos salinos las siguientes: *Aspergillus niger, Fusarium solani, Gliomastix convoluta* y *Penicillium aegyptiacum*.

Algunos datos sobre la ecología, la abundancia y las relaciones recíprocas de los ficomicetes del suelo se consignan en las comunicaciones del Simposio Internacional de Ecología de los Hongos del Suelo (1960).

PARK trata el antagonismo y la simbiosis entre los hongos; sus meritorias discusiones han contribuido también a aclarar conceptos biológicos. Acerca de la vegetación de hongos del suelo véase también página 183.

La asociación de hongos de las micorrizas con determinadas especies de árboles (MELIN, 1925; RAWLINGS, 1951; TRAPPE, 1957-61) es conocida desde hace tiempo. Todavía no se sabe si puede haber además una relación con determinadas comunidades forestales.

Algas del suelo. El número de especies de algas del suelo es considerable. Sin embargo, sabemos muy poco de sus relaciones sociales. KNAPP y LIETH (1952), entre otros, tratan de la competencia de las cianofíceas en el suelo en condiciones de cultivo. TSCHAN (1952) demostró que las algas del suelo se limitan exclusivamente a los centímetros superiores del suelo arenoso investigado. Esto no debe extrañarnos, porque las algas necesitan luz para asimilar el CO_2.

Bacterios del suelo. En un gramo o en un centímetro cúbico de suelo se encuentran millones de bacterios. Los suelos con avenamiento normal tienen casi las mismas especies, aunque en distinta proporción; la composición de especies de los suelos húmedos es más diferente.

TRESNER, BACKUS y CURTIS (1954) dan datos interesantes sobre la vegetación microbiana del suelo en un bosque de *Quercus* y en otro de *Acer saccharum* del Wisconsin meridional (tabla 44).

La temperatura desempeña al parecer una influencia muy pequeña en la aparición masiva de bacterios. El número es mayor en invierno que en verano u otoño, pero en la mayoría de los casos existe una buena concordancia con la

TABLA 44. *Número de microorganismos por gramo de tierra seca bajo un bosque de arces y uno de robles en Wisconsin meridional* (según TRESNER y col., 1954)

Estación del año:	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
En el bosque de arces				
Bacterios	58 400 000	40 500 000	23 500 000	55 100 000
Actinomicetes	4 800 000	2 800 000	2 200 000	2 700 000
Hongos	452 000	282 000	258 000	437 000
Humedad del suelo, %	41,4	29,1	25,9	36,4
En el robledal				
Bacterios	27 400 000	13 200 000	13 400 000	40 100 000
Actinomicetes	3 800 000	2 300 000	1 600 000	1 200 000
Hongos	731 000	296 000	492 000	651 000
Humedad del suelo, %	39,7	29,9	31,4	31,3

humedad del suelo. Las cifras más elevadas en invierno y primavera pueden deberse también a la acumulación de materia orgánica después de la caída otoñal de la hoja.

c) FUNCIONES DE LOS MICROORGANISMOS

Descomposición de la materia orgánica. La principal función de los microorganismos vegetales y animales consiste en la descomposición de la materia orgánica. Todas las sustancias orgánicas producidas en la naturaleza se descomponen más pronto o más tarde, se mineralizan, ya que si no se irían acumulando cada vez en mayor cantidad en la tierra. Los microorganismos necesitan materia orgánica para edificar su propio cuerpo, así como para la obtención de energía.

En la descomposición microbiana de la materia orgánica transcurren tres procesos paralelos. En primer lugar se descomponen enzimáticamente los materiales de partida hasta el nivel en que pueden ser absorbidos por las células de los microorganismos. La capacidad de excretar el enzima apropiado determina en primer lugar si un microorganismo podrá atacar o no una sustancia determinada.

Las sustancias absorbidas son transformadas en los microorganismos hasta azúcares o ácidos orgánicos sencillos, independientemente de su composición original. A partir de éstos constituyen los microorganismos su propia sustancia. Por último, se excretan productos metabólicos que eventualmente pueden ser descompuestos por otros microorganismos.

En condiciones aeróbicas la descomposición de los compuestos orgánicos llega finalmente hasta el CO_2; en condiciones anaeróbicas se forman también ácidos orgánicos sencillos, CH_4 y H_2.

Los distintos microorganismos no pueden utilizar cualquier material en cualquier condición; por el contrario, algunos necesitan unos substratos determinados y sólo crecen bajo condiciones de temperatura, humedad y *p*H determinadas.

Los microorganismos influyen directa e indirectamente sobre el suelo y la vegetación a través de la descomposición de la materia orgánica.

En la descomposición total de la materia orgánica el suelo pierde valiosos materiales soporte de nutrientes y material cementante. Así se empobrece el suelo y empeoran su estructura, economía hídrica y aireación. Esto tiene efectos desoladores en los trópicos húmedos y cálidos, allí donde una mala explotación ha conducido a una desaparición catastrófica del humus con la correspondiente disminución de las cosechas.

La descomposición parcial de los organismos muertos es, por otra parte, una premisa para la formación de compuestos orgánicos propios del suelo, las llamadas sustancias humínicas. Estas son más estables que los materiales de partida, por lo que todas las características del suelo, influidas esencialmente por la materia orgánica, quedan sometidas a menos variaciones.

Los constituyentes de los mucilagos excretados por los microorganismos mejoran la estructura del suelo. Su acción no es duradera y oscila con las estaciones del año porque son fácilmente descomponibles. No debe olvidarse la llamada destrucción vital por las hifas de los hongos.

Algunos productos metabólicos o de descomposición deben poder ser absorbidos directamente por las plantas y actuar favorable o desfavorablemente. Ya se han aislado e identificado algunos factores de crecimiento o inhibidores del mismo, como, por ejemplo, el ácido indolilacético, que se encuentran en el suelo.

En la putrefacción se forman sustancias que pueden resultar venenosas incluso en pequeñas concentraciones.

En la descomposición de la materia orgánica se liberan cantidades enormes de CO_2, asimilable por las plantas. Si las restantes condiciones de crecimiento son favorables, el suministro de CO_2 debe ser el factor limitante.

En la descomposición de los formadores de humus se liberan también cantidades considerables de amonio, fosfato y sulfato que pueden ser captados por las plantas. Una parte de ellos —lo mismo que de otros nutrientes— queda inmovilizada temporalmente por los organismos, cuando éstos los utilizan para construir la sustancia de su propio cuerpo. En la descomposición de materiales ricos en carbono pueden presentarse incluso en la planta deficiencias de nitrógeno.

La respiración de los microorganismos consume tanto oxígeno que pueden provocarse condiciones reductoras locales, con las correspondientes reacciones químicas, que sólo pueden soportar pocas plantas. La deficiencia de oxígeno disminuye en todo caso la respiración y la asimilación de nutrientes por las raíces. Los anaerobios utilizan nitrato, sulfato, carbonato e iones férricos como oxidantes en lugar de oxígeno.

En la descomposición de la materia orgánica se forman en el suelo muchos ácidos orgánicos y minerales, incluyendo el CO_2. Las consecuencias directas e indirectas de una disminución del *p*H ya se han citado anteriormente. Sin embargo, los ácidos favorecen también la meteorización hidrolítica de los minerales y proporcionan así nuevos nutrientes para la planta. En la descomposición de los ácidos orgánicos los microorganismos pueden provocar un aumento del *p*H con las consecuencias correspondientes. Así, por ejemplo, tiene lugar una elevación del *p*H en la descomposición de las capas de humus bruto muy ácidas que sigue a la destrucción del bosque o del matorral, y esta elevación del *p*H podría suponer, entre otros aspectos, una condición previa para la nueva colonización por lombrices, con su actividad tan beneficiosa.

Alteración de minerales. Un agente especialmente importante en la alteración de los minerales son los compuestos de origen microbiano, que forman con los iones metálicos —especialmente con los polivalentes— complejos o bien quelatos cíclicos, como, por ejemplo, los cetoácidos y polifenoles. En la formación de quelatos pueden fijarse también temporalmente iones metálicos. Cuando las sustancias quelantes son solubles y pueden ser captadas en su forma libre por la planta, pueden así inferir en la economía de los iones de la planta y provocar los más variados síntomas de enfermedad.

Formación de nitrato (nitrificación). El amonio es el producto final de la descomposición de los compuestos orgánicos nitrogenados. El amonio libre en el suelo se oxida inmediatamente a nitritos y nitratos (véase, por ejemplo, MEIKLEJOHN, 1953, o QUASTEL y SCHOLEFIELD, 1951). Los llamados nitrosobacterios, especialmente *Nitrosomonas* y *Nitrosococcus* forman nitritos. Los nitrobacterios, *Nitrobacter* y *Nitrocystis* forman nitrato.

Nitrosobacterios y nitrobacterios están íntimamente relacionados, de modo que el nitrito se transforma inmediatamente en nitrato y casi no puede detectarse en el suelo. Además, sería tóxico incluso en concentraciones muy pequeñas.

Nitrobacter y *Nitrocystis* son quimoautótrofos estrictos, esto es, sólo pueden utilizar carbono inorgánico, y la energía necesaria para esto la obtienen de la oxidación de amonio. Sólo se desarrollan bien en condiciones aeróbicas y en suelos ricos en cal o en bases. La sequedad impide directamente la formación de nitrato y la humedad excesiva también, principalmente por disminuir la aireación del suelo. La temperatura óptima para la nitrificación se encuentra alrededor de los 30 °C; por debajo de los 5° y por encima de los 40° es muy baja.

Junto a los bacterios quimoautótrofos se encuentran también otros microorganismos nitrificantes heterótrofos. Así, *Pseudomonas, Corynebacterium* y *Nocardia* pueden formar nitrito a partir de compuestos del NO_2 y *Streptomyces, Mycobacterium, Bacillus* y *Vibrio* a partir del amonio (véase ALEXANDER, 1961). Su significación no está aún aclarada.

A *p*H inferior a 5,5 los nitritos son inestables y pueden descomponerse en NO, que se disipa en la atmósfera. Sin embargo, las pérdidas por este proceso no deben ser muy grandes.

Los mismos microorganismos asimilan en parte los nitratos; una cantidad pequeña queda adsorbida en el suelo por intercambio iónico. La mayor parte está a disposición de las plantas superiores para su nutrición. La fracción que no sea captada se lavará en los climas húmedos o se perderá en la llamada desnitrificación.

Desnitrificación. En el suelo hay pérdidas de nitrógeno debido a la actividad de los llamados bacterios desnitrificantes (véase ALLISON, 1955). Los más importantes entre ellos son *Pseudomonas denitrificans, Pseudomonas aeruginosa* y *Achromobacter* sp., y otros son, por ejemplo, *Micrococcus denitrificans* y *Thiobacillus denitrificans.* Todos ellos son aerobios; pueden utilizar facultativamente nitritos y nitratos como oxidantes en lugar del O_2; en este proceso se forma N_2, que se libera a la atmósfera. Por tanto, sólo se dan pérdidas significativas de nitrógeno cuando el contenido de oxígeno del suelo es bajo y el de nitrato alto, condiciones que se dan con frecuencia en forma de fino mosaico, una al lado de la otra en un espacio pequeño.

Fijación de nitrógeno. Varios bacterios libres y algas azules pueden utilizar directamente el nitrógeno atmosférico, al igual que *Rhizobium,* que vive en simbiosis con plantas superiores (véase ALEXANDER, 1961).

El mejor investigado es *Azotobacter*. En los suelos de las zonas templadas el más abundante es *A. chroococcum,* aunque también sean fijadores de nitrógeno *A. beijerinckii, A. vinelandii, A. macrocytogenes* y *A. agilis*. Son aeróbicos estrictos, pero sólo activos a *p*H superior a 6. Pueden asimilar de 5 a 20 mg de N_2 por gramo de azúcar consumido.

Beijerinckia crece en los suelos tropicales incluso a *p*H 3, y además de encontrarse en el suelo, lo hace también en las hojas.

La importancia para la vegetación de los fijadores libres de nitrógeno en los suelos con avenamiento normal no debe ser muy importante, ya que en primer lugar no se presentan en todos los suelos, según lo que se conoce hasta ahora, y en segundo lugar, su consumo de materia orgánica respecto a la ganancia de nitrógeno es muy alto.

Las cianofíceas que pueden fijar nitrógeno atmosférico aparecen en suelos inundados en condiciones anaerobias e iluminación media, lo mismo que los bacterios fotoautótrofos. Ya que viven del aire en un doble sentido, llevan la denominación de autótrofos con mayor derecho que cualquier otro organismo. Deben ser importantes en el suministro de nitrógeno para los cultivos de arroz.

Las especies de *Rhizobium,* que se conocen normalmente como bacterios de los nódulos, están asociadas principalmente con leguminosas, pero también con otras especies, como *Alnus, Myrica, Hippophaë, Elaeagnus, Shepherdia, Casuarina, Coriaria* y *Ceanothus*. La relación entre la formación de nódulos y la fijación de N_2 se puso ya de manifiesto en el siglo pasado en las clásicas investigaciones de HELLRIEGEL y WILFAHRT; sin embargo, la demostración exacta de la relación causal se ha realizado hace poco con N^{15} radiactivo. Las ganancias de nitrógeno pueden ser hasta de 400 kg por ha y año; ganancias de 100 kg no son raras en las regiones templadas.

Transformaciones del azufre. En los organismos el azufre se presenta principalmente en los aminoácidos cisteína, cistina y metionina, además en la taurina, tiamina y algunos otros compuestos. En la descomposición se libera azufre, en forma de sulfato, en condiciones aeróbicas y como sulfhídrico o mercaptano en anaeróbicas.

Existe una serie de microorganismos vegetales que pueden oxidar o reducir el azufre de los compuestos minerales (véase STARKEY, 1950).

Thiobacillus thiooxidans y *denitrificans* oxidan el azufre elemental y *T. inovellus, thioparus* y *ferrooxidans* las sales de azufre. *T. thiooxidans* y *ferrooxidans* trabajan a *p*H entre 2 y 3,5 y los demás en medio neutro. *T. denitrificans* y *ferrooxidans* crecen también en condiciones anaeróbicas. Todas las especies de *Thiobacillus* son quimoautótrofas.

Beggiatoa, Thiotrix y *Thioplaca, Leucothrix* y *Achromatium* oxidan el sulfhídrico y aparecen también bajo condiciones anaeróbicas.

Junto a los microorganismos oxidadores existen también otros reductores de sulfatos. El más extendido es *Desulfovibrio desulfuricans,* que sólo crece a *p*H superior a 5,5 y únicamente bajo condiciones anaeróbicas. *Clostridium nitrificans* es marcadamente termófilo; su óptimo se encuentra a 55 °C.

Las tiorrodáceas necesitan azufre y están representadas en primer lugar por el género *Chromatium*. Están muy distribuidas y frecuentemente estratificadas; algunas veces tiñen claramente de color rosa al agua. Por lo general, la presencia máxima de los sulfobacterios está algo por debajo del máximo de los ferrobacterios (RUTTNER, 1954; véase también pág. 605).

Transformaciones del hierro y el manganeso. La mayor parte del hierro libre en los suelos con avenamiento normal se presenta en forma de hidróxido férrico y en condiciones reductoras como sal ferrosa.

En la oxidación de hierro ferroso a férrico participan los llamados ferrobacterios, como los autótrofos *Gallionella ferruginea, Thiobacillus ferrooxidans, Ferrobacillus ferrooxidans* y *Leptothrix ochracea,* además de una serie de heterótrofos, como *Siderocapsa, Ferribacterium, Ochrobium, Sideromonas, Sideronema, Siderobacter, Siderococcus* y *Crenothrix* entre otros (véase PRINGSHEIM, 1949). Pero también muchos flagelados y algas pueden oxidar el hierro ferroso, como algunas cianofíceas, crisofíceas, volvocales, clorococales, eugleníneas, conyugales y ulotricales (PRINGSHEIM, 1946).

Varios microorganismos que oxidan el hierro puede también oxidar el manganeso. Como los compuestos de hierro y manganeso en el suelo son en gran parte insolubles, se forma un precipitado en torno a los microorganismos.

La reducción del hierro puede ser puramente química, esto es, por disminución del potencial de oxidorreducción, como consecuencia de una deficiencia de oxígeno, pero puede también tener lugar a través de microorganismos, como *Bacillus circulans* y eventualmente también *Bacillus polymyxa, Escherichia freundii* y *Aerobacter aerogenes.* El hierro ferroso actúa en este caso como aceptor de electrones en la respiración.

d) ACTIVIDAD BIOLÓGICA DEL SUELO Y SU DETERMINACIÓN

Para expresar el trabajo o el rendimiento de los seres vivos en el suelo, especialmente de los microorganismos, se utiliza generalmente el concepto de actividad biológica.

El número de microorganismos no dice nada de la actividad que desarrollan. Así, por ejemplo, la microflora de los suelos semidesérticos y de las estepas secas es más abundante que las de los suelos húmedos, sin embargo, su actividad está limitada a cortos períodos húmedos y a la transformación de pequeñas cantidades de materia orgánica.

Existen diversos métodos para determinar la actividad biológica.

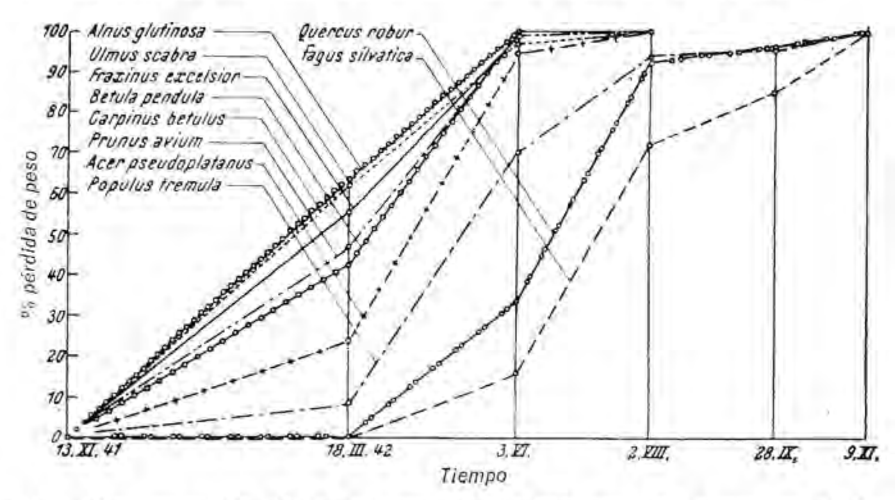


FIG. 244. Descomposición de la hojarasca de distintas especies leñosas en el *Querco-Carpinetum aretosum* (según F. RICHARD, 1945).

La descomposición de la hojarasca en la superficie del suelo se mide sencillamente por la pérdida de peso de la propia masa de hojarasca (Fig. 244).

La descomposición de la celulosa y las proteínas se sigue mediante la pérdida de resistencia a la tracción de cordones de seda y seda artificial, que se introducen en el suelo, donde se dejan un cierto tiempo (F. RICHARD, 1945). Cuanto mayor sea la pérdida de resistencia a la tracción del cordón por unidad de tiempo, mayor será la actividad biológica del suelo. La resistencia a la tracción es proporcional a la longitud de la cadena de las moléculas filiformes de celulosa y proteína (Fig. 245).

La descomposición de determinados compuestos orgánicos puede también seguirse directamente a través de la disminución de la propia sustancia. También pueden servir como medida la actividad de determinados enzimas.

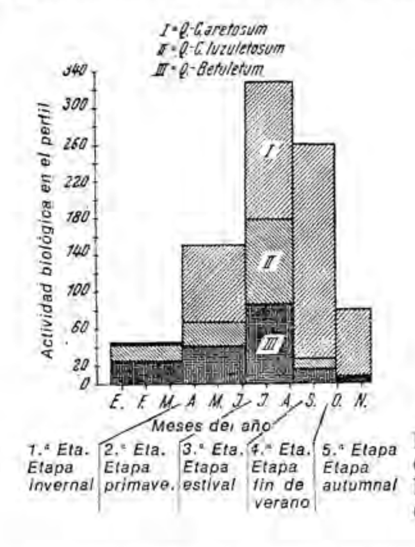


FIG. 245. Actividad biológica del suelo en el *Querco-Carpinetum* y en el *Querco-Betuletum* de Suiza, calculada según las pérdidas de resistencia a la tracción de cordones testigo de celulosa (según F. RICHARD, 1945).

Para medir la intensidad de la descomposición de la materia orgánica en el suelo se utiliza frecuentemente la cantidad de CO_2 liberada por el suelo en un tiempo determinado. Sin embargo, en el campo se libera también CO_2 por las raíces de las plantas superiores y por los animales; una parte del CO_2 puede perderse por lavado.

Inversamente, la intensidad de la actividad de los microorganismos puede medirse también por el consumo de oxígeno.

La fuerza nitrificante de un suelo se valora por la formación de nitrato. Al considerar la economía del nitrógeno de un suelo han de tenerse en cuenta, naturalmente, la amonificación y la desnitrificación, además de la nitrificación.

e) RELACIONES ENTRE LOS MICROORGANISMOS DEL SUELO

Dependiendo en grado variable de la temperatura, humedad, tipo y cantidad de los nutrientes accesibles, suministro de oxígeno, *p*H, etc., dominan en el suelo según los casos unos u otros microorganismos.

Cuando el suministro de nitrógeno es escaso y la materia orgánica disponible es abundante, *Fusarium oxysporum, Ophiobolus graminis* y *Rhizoctonia solani,*

por ejemplo, sucumben frente a los bacterios en la competencia por el alimento, el agua, el aire o el espacio (véase MARSHALL y ALEXANDER, 1960).

Sobre todo los actinomicetes producen sustancias que actúan como antibióticos sobre algunos competidores. Sin embargo, otros microorganismos descomponen a estas sustancias.

El consumo de oxígeno puede provocar condiciones anaerobias desfavorables para muchos microorganismos y favorables para otros.

La producción de ácidos hace disminuir el *p*H, lo que no soportan algunos microorganismos, mientras que otros lo prefieren.

Por último, algunos microorganismos se alimentan directamente de otros, a los que utilizan o descomponen directamente. Así, protozoos y mixobacterios viven de bacterios; hongos atacan a nemátodos, bacterios a hifas de hongos y los bacteriófagos actúan sobre bacterios y actinomicetes.

Igualmente importantes son, sin embargo, las relaciones positivas entre los microorganismos.

En la descomposición de las sustancias de elevado peso molecular resultan cada vez compuestos más sencillos que pueden ser utilizados por un número cada vez mayor de microorganismos.

Algunos microorganismos producen vitaminas o factores de crecimiento que faltan a sus compañeros. Otros descomponen sustancias perjudiciales.

A estos efectos favorables ha de deberse que los cultivos mixtos de microorganismos sobre substratos mezclados se desarrollen mejor y muestren una actividad muy superior.

f) INFLUENCIA DE LA VEGETACIÓN SUPERIOR SOBRE LOS MICROORGANISMOS

Como más influye la vegetación sobre los microorganismos quizá sea a través del substrato que les suministra, consistente en las partes muertas del vegetal (hojarasca y tejidos muertos de las raíces). Sin embargo, las plantas vivas también excretan materia orgánica, por ejemplo, aminoácidos, azúcar y sustancias que activan la germinación de esporas de hongos.

Por otra parte, las plantas están en competencia con los microorganismos para conseguir nutrientes minerales, agua y oxígeno.

Donde se pone más de manifiesto la influencia de las plantas es en la llamada rizosfera. Las plantas vivas renuevan constantemente sus raíces, de modo que las raíces viejas junto con sus excreciones suministran constantemente substrato fresco. El número de microorganismos, sobre todo de bacterios, es máximo en la rizosfera y por ello se habla del efecto de rizosfera (KATZNELSON, 1946):

$$\text{Efecto de la rizosfera} = \frac{\text{número de microorganismos en la rizosfera}}{\text{número de microorganismos en el suelo}}$$

La especie y el estado de desarrollo de las plantas influye sobre los microorganismos en la rizosfera, incluso más que el carácter del suelo. Al morir las plantas se pierde rápidamente el efecto de rizosfera.

g) MICROORGANISMOS Y COMUNIDADES VEGETALES

Si tenemos en cuenta las múltiples interrelaciones entre las plantas y los microorganismos, estos últimos —igual que los animales del suelo— no pueden considerarse simplemente como factores externos para las comunidades vegetales.

Causa y efecto no pueden separarse en muchas ocasiones y hay que conformarse con el establecimiento de correlaciones.

Descomposición de la hojarasca. F. RICHARD (1945) ha estudiado la descomposición de las hojas caídas de distintos bosques caducifolios en base a la pérdida de peso. En el *Querco-Carpinetum aretosum* (Fig. 246) la hojarasca de *Alnus glutinosa, Ulmus scabra, Fraxinus excelsior, Betula pendula, Carpinus betulus, Prunus avium* y *Acer pseudoplatanus* a principios de junio está casi totalmente descompuesta, mientras que la hojarasca de *Populus tremula, Quercus robur* y *Fagus silvatica* perdura hasta entrado el otoño (Fig. 244).



FIG. 246. *Querco-Carpinetum aretosum* del norte de Suiza. (Foto P. MEYER.)

Tal como ha indicado COMBES (1927), en las hojas ya muertas, adheridas todavía a los árboles y arbustos, se presentan ya transformaciones químicas que continúan después de la caída de la hoja con la colaboración de los organismos del suelo. La composición química y física, la reacción, etc., de la hojarasca están sometidos a modificaciones rápidas que en los estratos superiores sufren una periodicidad estacional.

Ya hemos tratado (pág. 398) de las comunidades animales de los estratos de hojarasca, las que actúan conjuntamente en el proceso de descomposición.

Acidificación del suelo por la hojarasca. De importancia fitosociológica es el hecho de que la composición de la hojarasca de distintas comunidades forestales sea muy distinta, pero que en una comunidad dada reinen condiciones bastante concordantes sometidas a determinadas oscilaciones temporarias. Estas oscilaciones influyen sobre los procesos edafogenéticos y sobre la vegetación del suelo, y se expresan también en el *p*H. La hojarasca de la mayoría de las especies arbóreas es más o menos ácida. De reacción muy ácida (*p*H alrededor de 3,5 a 4) son las agujas de *Picea abies* y de *Larix decidua;* algo menos ácida (generalmente alrededor de *p*H 5) es la pinocha de *Pinus halepensis.* Numerosas medidas de la hojarasca de *Quercus ilex* dieron valores de *p*H de (4,8) 5 hasta 7,1; de *Quercus pubescens, p*H 5 a 6,2; la hojarasca de *Ulmus scabra* alcanza, según HESSELMAN, un *p*H de 7,3. La hojarasca otoñal de once especies de árboles y arbustos del *Populetum albae* del sur de Francia, en la ribera de los ríos, tiene un *p*H que oscila entre 5,6, *Evonymus europaeus,* y 6,3, *Pinus halepensis.*

Mientras que en el clima mediterráneo ni siquiera grandes acumulaciones de pinocha ácida de *Pinus halepensis* conducen a una acidificación del horizonte de humus básico situado debajo de ellas, en Europa media, y más aún en el noroeste de Europa, la caída de las agujas actúa rápidamente acidificando, cual sea el substrato, lo que se manifiesta en primer lugar por la aparición de ciertos musgos, particularmente especies de *Polytrichum.* En el piso subalpino de los Alpes la acción de la pinocha ácida es fácilmente demostrable por la expansión de los bosques de pino negro con rododendro (*Rhododendro-Vaccinietum mugetosum*), sobre todo en las montañas calcáreas; la asociación no se extiende normalmente más allá de donde alcanza la hojarasca del pino negro.

Descomposición de la celulosa y de la proteína. Comprobando la pérdida de resistencia a la tracción de unos hilos testigo se ve que la celulosa y la proteína se descomponen mejor en la tierra parda plenamente desarrollada del *Querco-Carpinetum aretosum,* menos en la tierra parda algo podsolizada del *Querco-Carpinetum luzuletosum* y donde menos en la tierra parda fuertemente podsolizada, a menudo marmorizada, del *Querco-Betuletum* (relación 1,5: 1,3: 1,0). En un medio ácido (*Rhododendro-Vaccinietum*) la descomposición es baja (véase figura 245).

BERGER-LANDEFELDT (1960) ha realizado en las cercanías de Berlín investigaciones con estos hilos testigo, midiendo simultáneamente el *p*H y el nivel de agua. La mayor descomposición de la celulosa se observó en poblaciones de *Populus canadensis,* con plantación entre ellos de *Alnus glutinosa* sobre cieno de Havel y la menor en plantaciones de *Pinus.* La descomposición en el *Querco-Betuletum molinietosum* se encontraba entre ambos. La descomposición de la celulosa resultó influida sobre todo por la temperatura; en cambio, no se pudo demostrar relación entre el *p*H y la descomposición de la celulosa.

11. Formación del suelo

Procesos en la formación del suelo. La meteorización y la descomposición de la materia orgánica transforman las rocas y los restos de los organismos en productos que son más estables en las condiciones dadas. De todos modos, en el suelo no puede establecerse un verdadero equilibrio, ya que el suelo es un sistema abierto. Por ejemplo, en el lavado sufre pérdidas irreversibles y en la

absorción de la radiación solar gana energía. Además, las condiciones externas que intervienen en la formación del suelo presentan oscilaciones marcadamente periódicas, esto es, diarias y estacionales, lo mismo que variaciones considerables a través de largos intervalos de tiempo. La formación del suelo se mantiene en su continua tendencia hacia un equilibrio, y ya que éste se desplaza constantemente, los suelos se encuentran sometidos a una transformación continua.

Meteorización. La meteorización física desmenuza las rocas y minerales de un modo puramente mecánico. Así aumenta la superficie específica y el material queda más expuesto a los procesos químicos y bioquímicos. La meteorización química destruye minerales y forma otros nuevos más estables.

Meteorización física. Un gran elemento destructor de las rocas es la helada del agua contenida en las grietas; su acción es tanto más intensa cuanto más porosa sea la roca, cuanto más elevado sea el contenido en agua y cuanto más frecuentemente se congele y deshiele el agua. Esto sucede diariamente en los trópicos a una altura de 5000 m s.n.m. y, por tanto, la meteorización por la helada alcanza la máxima intensidad.

En las regiones cálidas y secas las rocas se rompen por tensiones térmicas, cuando se calientan intensamente al estar expuestas al sol y se enfrían rápidamente por un chaparrón. La destrucción es tanto más intensa cuanto más grueso es el grano y cuanto más densa sea la estructura, cuanto más diferentes sean los coeficientes de dilatación térmica de los minerales, cuanto mayores sean las diferencias de temperatura y cuanto más rápidos y frecuentes sean los cambios de temperatura.

En la hidratación de las sales aumenta el volumen y el material envolvente se fragmenta.

El crecimiento en grosor de las raíces puede también romper rocas.

El viento, las aguas corrientes y el hielo en movimiento, los deslizamientos del suelo y los procesos tectónicos liman los materiales unos contra otros y en ocasiones los pulverizan por efecto de presiones. Sin embargo, estos procesos actúan más sobre la roca madre que sobre el suelo.

Meteorización química. La meteorización química empieza normalmente con la penetración de agua en la parte superficial de los cristales, con la llamada hidratación. Algunas sales anhidras se transforman en las hidratadas; así, por ejemplo, la anhidrita pasa a yeso.

Las sales alcalinas de los halógenos, sulfatos y carbonatos se disuelven fácilmente y algo menos el sulfato cálcico. El carbonato cálcico (cal) es, como tal, poco soluble y el bicarbonato se disuelve mejor. Por ello, la solubilidad de la cal depende del contenido en ácido carbónico del agua, y éste aumenta al aumentar la concentración de CO_2 en la atmósfera inmediata al agua y al disminuir la temperatura del agua. El carbonato magnésico es algo más soluble, pero la sal doble de Ca y Mg, la dolomita, es menos soluble que las dos sales sencillas.

Los minerales de hierro, manganeso y sulfuro, tal como se presentan principalmente en las rocas eruptivas, están expuestos a la oxidación. En ellas se forman compuestos férricos, mangánicos y sulfatos. La oxidación del hierro se manifiesta claramente en la herrumbre, esto es, en la formación de óxidos de hierro hidratados.

Los silicatos se descomponen, sobre todo, por hidrólisis en el agua, esto es, por la interacción de los iones H^+ y OH^-. En primer lugar se reemplazan por

iones hidrógeno los iones alcalinos y cálcicos de la red del silicato, unidos predominantemente de forma iónica; por ejemplo, en el feldespato:

$$[(SiO_2)_3AlO_2]Na + H^+ \rightarrow [(SiO_2)_3AlO_2]H + Na^+$$

Debido a la unión covalente del hidrógeno se destruye la estructura reticular y se forman ácidos silícicos e hidróxidos de aluminio.

La intensidad de la hidrólisis simple aumenta con la temperatura, al mismo tiempo aumenta mucho el producto iónico del agua (tabla 45).

TABLA 45. *Producto iónico del agua a distintas temperaturas*

$(H^+)(OH^-)=$	$0{,}115 \cdot 10^{-14}$	a 0 °C
	$0{,}293 \cdot 10^{-14}$	a 10 °C
	$0{,}681 \cdot 10^{-14}$	a 20 °C
	$1{,}008 \cdot 10^{-14}$	a 25 °C
	$1{,}471 \cdot 10^{-14}$	a 30 °C
	$58{,}2 \cdot 10^{-14}$	a 100 °C

Sin embargo, en la hidrólisis en el suelo intervienen también los ácidos carbónico, sulfúrico y nítrico, así como ácidos orgánicos procedentes de las transformaciones microbianas o de la excreción vegetal. Su influencia supera grandemente la del agua pura. La resistencia de los silicatos no se basa exclusivamente en la estabilidad de las uniones Si—O—Si, sino también en la estabilidad del conjunto del poliedro de los cationes metálicos.

Los silicatos de estructura laminar o eventualmente en bandas pueden transformarse directamente en minerales de arcilla por intercambio de cationes metálicos.

Minerales muy estables también se descomponen cuando compuestos orgánicos apropiados forman complejos o quelatos con los componentes de la red. Así se unen fuertemente los cationes polivalentes, por ejemplo, mediante cetoácidos u oxiácidos y el hierro mediante polifenoles. La rotura de enlaces Si—O—Si por *o*-difenoles puede basarse también en la formación de quelatos.

La formación de minerales de arcilla es de la mayor importancia en el suelo. La transformación directa de mica en arcilla por intercambio iónico ya ha sido mencionada. También se presentan transformaciones de otras redes de silicatos en minerales de arcilla a través de reacciones topoquímicas en estado sólido, aunque generalmente va unida a pérdidas, especialmente de álcalis y ácido silícico. La transformación de silicatos por hidrólisis y recristalización inmediata de los iones liberados es más frecuente. También es posible la cristalización de mezclas de geles de ácido silícico e hidróxidos metálicos. Por último, los minerales de arcilla pueden también cristalizar a partir de una disolución.

Las variaciones en las arcillas se basan sobre todo en las pérdidas y ganancias de ácido silícico y cationes metálicos.

Muchos sedimentos y rocas metamórficas contienen minerales de arcilla que se han formado en ciclos de meteorización precedentes. Sin embargo, éstos sólo se ponen de manifiesto después de la descomposición del material cementante, especialmente después de la disolución de los carbonatos. No debe confundirse una liberación de arcilla de este tipo con una formación de arcilla. En muchos

casos, sobre todo en suelos jóvenes, la primera supera en importancia a la segunda.

La descomposición de minerales de arcilla tiene lugar como la de los demás silicatos, por hidrólisis o formación de quelatos.

Humificación. Los materiales de partida para la humificación son las sustancias orgánicas muertas, partes vegetales aéreas, raíces, animales y microorganismos; se les denomina abreviadamente como formadores de humus. En los formadores de humus se mantienen todavía los tejidos, de modo que puede determinarse directamente su origen. Si los tejidos están muy descompuestos y parte de los materiales se han transformado, se habla de humoides; su origen casi es irreconocible.

Los materiales húmicos incluyen aquellos compuestos orgánicos constituidos a partir de los formadores de humus en que se ha perdido totalmente la estructura celular, así como aquellos que se han originado por descomposición o transformación (por ejemplo, oxidación), y aún más, aquellos compuestos que se han sintetizado de nuevo en el suelo a través de procesos biológicos o químicos.

Huminas son aquellas sustancias que se han formado nuevamente en el suelo y que son mucho más resistentes frente a la descomposición biológica y química al compararlos con las sustancias no humínicas; en general, son de color pardo y ácidas.

Transformación de la materia orgánica. Al tratar la fauna edáfica y los microorganismos del suelo hemos tratado ya lo esencial de la descomposición biológica de la materia orgánica y de la neoformación biológica de materiales no humínicos. En las hojas se inicia ya la transformación de materia cuando todavía cuelgan del árbol; la coloración es una muestra de ello. Los formadores de humus son desmenuzados sobre todo por los animales del suelo, que los dejan preparados para la descomposición microbiana y la descomposición química. La descomposición microbiana rompe los compuestos de elevado peso molecular en los oligómeros y monómeros constituyentes que serán todavía más descompuestos o transformados, o bien se absorben y asimilan directamente.

No se sabe exactamente hasta qué punto los formadores de humus pueden descomponerse en el suelo a través de un camino puramente químico, sin participación de organismos o sus enzimas. La descomposición puramente química debe predominar en las turberas altas muy ácidas.

Las huminas se forman presumiblemente a partir de productos sencillos de descomposición, como azúcares, aminoácidos y compuestos aromáticos. Sobre su formación se sabe tan pocas cosas con certeza como sobre su constitución química.

Los experimentos de síntesis y descomposición realizados hasta el momento han conducido a la siguiente suposición acerca de la formación de las huminas. Las huminas se forman por polimerización (eventualmente policondensación) de distintos compuestos sencillos, mono o polifuncionales, en número y ordenación indefinidos (las series de polímeros análogos y homólogos lo hacen del mismo modo). Las posibilidades de combinación son tan numerosas que en una muestra determinada de suelo es posible que no haya dos materiales húmicos de elevado peso molecular que sean idénticos.

A medida que aumenta el peso molecular de las huminas se oscurece considerablemente el color (más dobles enlaces conjugados); el número de grupos funcionales (ácidos o reductores) disminuye relativamente (en la polimerización

y policondensación se utilizan los grupos funcionales) y el peso equivalente aumenta proporcionalmente; la solubilidad disminuye.

En la formación de quelatos con cationes polivalentes parece ser que los compuestos orgánicos se estabilizan, lo mismo que en la adsorción por los minerales de arcilla.

Sin embargo, en los suelos aireados se mineralizan por completo, con el tiempo, incluso los compuestos orgánicos más estables; el humus no se conserva de modo permanente en ellos.

Formas de humus. El suministro de materiales formadores de humus, la descomposición y la formación de huminas son simultáneos y paralelos. La cantidad y composición de los formadores de humus y las condiciones de humificación son decisivas para la forma en que se presentará definitivamente la materia orgánica en el suelo. KUBIËNA (1953) distingue en los suelos terrestres nueve formas de humus, que pueden reunirse esencialmente en tres formas principales.

En los suelos moderadamente húmedos, ricos en bases, los formadores de humus son descompuestos rápidamente, sobre todo por bacterios, y la materia orgánica se mezcla intensamente con la mineral, en especial por acción de las lombrices; se forma mull.

En los suelos ácidos o secos se desmenuzan primero los formadores de humus por acción de los artrópodos y luego se descomponen algo, principalmente por acción de hongos. La materia orgánica se mezcla con la mineral de un modo poco íntimo. Se forma moder.

En condiciones muy desfavorables (suelos ácidos muy pobres en bases, formadores de humus difíciles de descomponer, clima frío) la descomposición es muy lenta y no se da mezcla con las materias minerales. Se acumula humus bruto. El estrato superior del humus bruto se compone de hojarasca no descompuesta (L) y por debajo suyo se forma una capa de descomposición (F), que pasa lentamente a una capa de materiales húmicos (H), en la que ya no se reconoce ninguna estructura histológica.

MÜLLER (1879 y 1884, véase KUBIËNA, 1953) diferenció sólo mull y mor. La clasificación de HEIBERG y CHANDLER, usual en los Estados Unidos, corresponde esencialmente a la de MÜLLER.

KUBIËNA distingue las siguientes formas de humus subacuáticos y semiterrestres:

El humus bruto subacuático se compone tan sólo de restos vegetales aislados y poco desmenuzados.

El dy se compone de geles de huminas que precipitan de las aguas de percolación de suelos muy ácidos. El dy tiene una coloración de pardo a negra, es muy ácido y muy pobre en vida animal.

El gyttja se compone de restos de vegetales, materiales húmicos y arcilla, que han sido aportados a un agua rica en oxígeno y en nutrientes. Es de color gris claro a negro, neutra y soporta una vida animal intensa.

El sapropel se compone igualmente de restos vegetales, materiales húmicos y arcilla. Sin embargo, éstos se han depositado conjuntamente en unas aguas pobres en oxígeno y ricas en nutrientes. Por ello, el sapropel huele a gases de putrefacción y no soporta prácticamente ninguna vida animal. Es negro oscuro.

La turba de turbera baja se compone de restos de vegetales poco descompuestos, que se almacenan en aguas ricas en nutrientes, pero pobres en oxígeno. Es de color amarillo a pardo, neutro y pobre en vida animal.

La turba de turbera intermedia es ácida.

La turba de turbera alta se compone de restos vegetales que se acumulan en aguas muy pobres en bases. Es muy ácida y no soporta prácticamente vida animal alguna.

El anmoor es la transición de turba a mull.

Contenido en humus. El balance entre la aportación de materiales formadores de humus y la mineralización total determina el contenido en humus de un suelo. Es una magnitud característica para los distintos suelos con avenamiento normal y depende esencialmente del clima, así como del contenido en bases y del contenido en arcilla del suelo. Se debe diferenciar entre el contenido procentual de humus de la tierra fina y el peso del humus existente en 1 dm^2 de superficie del suelo, por ejemplo.

Humificación y vegetación. La forma de humus y el contenido en humus están determinados esencialmente por la cubierta vegetal dominante, si prescindimos de las influencias climáticas. Sin embargo, dentro de una misma comunidad vegetal se dan frecuentemente también grandes oscilaciones, de modo que los valores promedio se han de basar en un gran número de determinaciones de humus (véase Fig. 247). En algunas comunidades vegetales del piso alpino superior se han estudiado estas relaciones con mayor detalle (Br.-Bl. y Jenny, 1926).

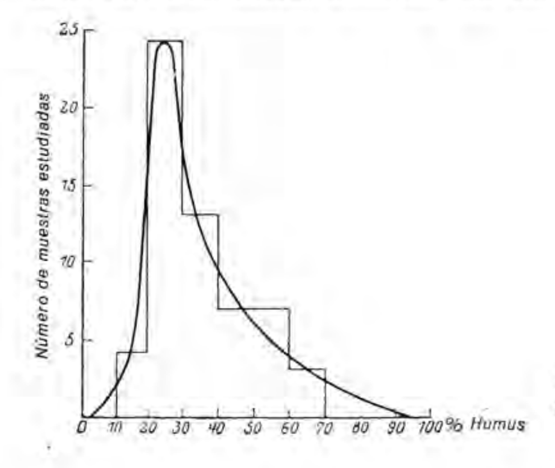


Fig. 247. Variación del contenido en humus de suelos del *Caricetum curvulae* (de Br.-Bl. y Jenny, 1926).

El porcentaje correspondiente a la materia orgánica supone por término medio del 20 al 40% en la rizosfera de las comunidades alpinas de pastizales. Las comunidades de arbustos enanos dan una media algo superior.

La asociación basófila y calcícola del *Caricetum firmae* almacena por término medio del 15 al 20%, el *Elynetum,* débilmente acidófilo, del 30 al 40% y el *Caricetum curvulae,* marcadamente acidófilo, del 25 al 35%. En el *Caricetum firmae,* así como en el *Festucetum violaceae,* la descomposición de la materia orgánica es más rápida que en el *Elynetum* y en el *Caricetum curvulae* en virtud de su mayor contenido en cal. El *Elynetum* posee una capacidad de producción superior a la del *Caricetum curvulae.* En el *Caricetum curvulae,* donde la descomposición del humus es la más lenta debido al elevado grado de acidez, parece haberse alcanzado un cierto equilibrio entre la humificación y la descom-

posición del humus cuando se descomponen aproximadamente dos tercios de los restos vegetales (Fig. 248).

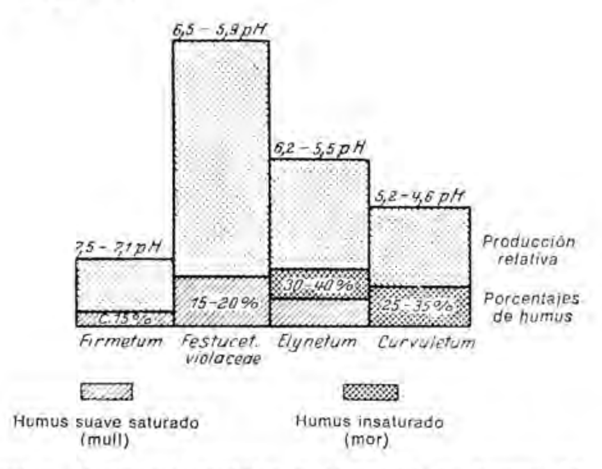


FIG. 248. Producción de materia orgánica y contenido en humus del suelo de algunas comunidades de pastizales de los Alpes centrales (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

LEMÉE y col. (1958) han estudiado con cuidado la humificación en cuatro comunidades forestales planifolias de la llanura de la Renania superior. Ya en la materia orgánica se presentaban diferencias, tal como resulta de las siguientes cifras de peso seco (tabla 46).

El horizonte húmico de las cuatro comunidades presenta considerables diferencias morfológicas. Así, el *Pruno-Fraxinetum* forma un mull profundo que se infiltra progresivamente en los horizontes más profundos, mientras que el típico *Querco-Betuletum medioeuropaeum* desarrolla un mor fibroso de unos 3 cm de grosor.

TABLA 46. *Precipitación anual de materia orgánica en cuatro comunidades forestales planifolias* (LEMÉE y col., 1958)

	Mat. org./m²
Pruno-Fraxinetum	13,65 kg
Querco-Betuletum medioeuropaeum, molinietosum	8,1 kg
Querco-Betuletum medioeuropaeum, típico	6,2 kg
Querco-Carpinetum luzuletosum	5,4 kg

ONNO (1961) ha realizado investigaciones a lo largo de muchos años acerca de la composición del estrato de vegetación inferior en el bosque de ribera del *Ficario-Ulmetum* de Viena, en el que se ha aprovechado y en el que no se ha aprovechado la hojarasca. En el estrato herbáceo del representante no aprovechado comprobó un claro incremento de las plantas de mull.

Los suelos de la mayoría de las comunidades tienen una determinada forma de humus característica. No se sabe con detalle hasta qué punto la forma de humus determina la comunidad y hasta qué punto la propia comunidad condi-

ciona la forma de humus. Intervienen las sustancias activantes e inhibidoras, los suministros de los nutrientes principales y, sobre todo, los oligoelementos, el *p*H, el agua, la temperatura y la aireación (véase HANDLEY, 1954).

Las plantas de mull son sobre todo especies de los bosques planifolios mixtos de buen crecimiento (*Arum maculatum*, especies de *Pulmonaria*, *Primula elatior*, *Scilla bifolia*, *Allium ursinum*, especies de *Dentaria*), y también megaforbios y especies de los pastizales basófilos.

Típicas comunidades de mull son, por ejemplo, el *Querco-Carpinetum aretosum*, el *Fagetum allietosum*, el *Aceri-Fraxinetum* y el *Arrhenatheretum*.

Entre las plantas de mor más características se encuentran los saprófitos de los bosques aciculifolios, como especies de *Pyrola*, *Goodyera* y *Lycopodium*, *Linnaea*, *Trientalis*, *Majanthemum bifolium*, especies de *Vaccinium*, *Empetrum hermaphroditum*, etc.

Clásicas comunidades vegetales de mor en los Alpes son el *Rhododendro-Vaccinietum*, el *Empetro-Vaccinietum* y el *Loiseleurio-Cetrarietum*.

Por último, como mejor se caracterizan las turbas, es a partir del material originario, por ejemplo, *turba* de *esfagnos*, de *ericáceas*, de *Carex*, de *Hypnum*, de *Eriophorum*, de carrizos, etc.

Procesos de transporte. No todos los productos de la meteorización y la humificación permanecen en su lugar de formación, sino que pueden sufrir diversos procesos de transporte (véase PALLMANN, FREI y HAMDI, 1943).

Transporte mecánico. Por desplazamiento o deslizamiento del suelo pueden moverse los horizontes superiores, o incluso puede transportarse totalmente el conjunto del suelo, lo mismo que por medio del agua o del viento cuando las partículas del suelo son lo suficientemente ligeras.

En los suelos constituidos por partículas de distintos tamaños, el agua y el viento actúan seleccionando las partículas finas y ligeras, lavándolas o arrastrándolas. El material más grueso se va enriqueciendo al quedar como residuo y cuando cubre todo el suelo puede inhibir algo la erosión posterior.

Un arrastre muy lento es favorable en muchos casos, porque el suelo permanece así joven y fértil. En contraposición a éstos, están los suelos viejos de las regiones húmedas que están en gran parte lixiviados y acidificados. Sin embargo, allí donde el transporte sea demasiado intenso se perderá también con el suelo la rizosfera y se reduce el suministro de nutrientes y agua.

En ocasiones el material edáfico transportado puede depositarse sobre otros suelos. Según el tipo de material y la cantidad que se deposita en cada caso, el proceso podrá ser favorable o desfavorable para la vegetación. Por desprendimientos, inundaciones o ciclones puede quedar sepultada totalmente la vegetación y el desarrollo del suelo y de la vegetación ha de iniciarse de nuevo.

La intensidad de las pérdidas depende de los siguientes factores:

Del suelo: cuanto más fino y suelto sea el material y cuanto menor sea la adhesión a las raíces, mayor será el arrastre por el viento y el agua corriente. Por el contrario, una permeabilidad elevada disminuye el flujo superficial y con ello la erosión, así como el peligro de desprendimientos.

Del substrato: una permeabilidad elevada actúa contra la erosión.

Del relieve: la pendiente acentuada y la longitud de la ladera favorecen la erosión. La exposición actúa generalmente de un modo indirecto, a través de la vegetación (las umbrías quedan más bien abandonadas al bosque, mientras que las laderas de solana se utilizan más en la agricultura, véase pág. 222).

Del clima: cuanto más abundantes e intensas sean las precipitaciones y cuanto mayor sea la velocidad del viento, mayor será la fuerza erosiva. El clima influye mucho en la formación del suelo y de la vegetación y, por ello, indirectamente en la intensidad de la erosión.

De la vegetación: un tapiz vegetal cerrado, denso y exuberante protege al suelo de la acción directa del viento y del agua y lo mantiene fijo a través de



FIG. 249. «Demoiselle coiffée» en un bosque subalpino de alerces en el Queyras. Morrena consolidada, protegida de la erosión por una roca.

una densa red de raíces. Una destrucción ocasional de la vegetación por incendio, corta a mata rasa o por roturación determinan un peligro máximo de erosión.

Con frecuencia, al trabajar el suelo se *mezclan totalmente* horizontes completos.

Por el contrario, los animales que escarban el suelo remueven selectivamente el material más fino.

Tipo, intensidad y extensión de la zona del suelo removida depende, entre otras causas, de:

Del suelo: una cierta humedad y reacción neutra favorecen a las lombrices de tierra, encharcamiento y sequedad, así como una reacción fuertemente ácida

las expulsan; los insectos son, por el contrario, muy activos y se encuentran en gran número.

Del clima: actúa principalmente de un modo indirecto, ya que determina conjuntamente el clima del suelo y la vegetación.

De la vegetación: cuanto más exuberante sea la vegetación, más abundante será el depósito de materia orgánica y tanto más abundante la fauna del suelo.

En la mezcla se transporta la materia orgánica a mayor profundidad y se elevan minerales del substrato. El suelo puede, pues, ser utilizado por la vegetación hasta mayor profundidad y en él se reciben continuamente nuevas bases minerales.

Transporte por filtración. El transporte de los materiales disueltos en el agua del suelo o en dispersión coloidal, el llamado transporte por filtración, es de la mayor importancia para la formación del suelo.

Considerado a escala microscópica actúa en todas direcciones. Entre las partículas de suelo, las raíces y el agua del suelo se difunden constantemente iones de un lado a otro.

Allí donde el agua se mueva en una dirección determinada, el transporte por filtración será también unidireccional. Con el agua gravitacional se transportan materiales en profundidad o se lavan totalmente, mientras que con el agua capilar ascendente se transportan sales desde el agua freática hasta la superficie y allí se acumulan; el agua forastera aporta y extrae sustancias del suelo.

El transporte por filtración está determinado por ciertas condiciones. Cuando éstas no se dan, local o temporalmente, las sustancias ya no pueden ser transportadas; quedan depositadas y bajo ciertas condiciones pueden acumularse.

El transporte por filtración está ligado al agua. En los suelos con avenamiento normal las sustancias llegan a la misma profundidad que las precipitaciones. En esa zona, hasta donde llegan por término medio las precipitaciones, se acumulan los materiales transportados, porque la evaporación y la transpiración de las plantas consumen agua. Por ello se encuentran predominantemente concreciones de cal, por ejemplo, alrededor de las raíces.

El filtro edáfico debe ser más grosero que las sustancias que deben ser transportadas. Un material permeable con poros gruesos favorece el lavado. Un horizonte con poros más finos actúa como un filtro y un estrato impermeable impide la infiltración.

Las sustancias transportadas han de tener un tamaño más fino que los poros del filtro edáfico. Una disminución del tamaño de las partículas se obtiene por disolución o dispersión coloidal. La pérdida de agua provoca una sobresaturación y una cristalización o coagulación. En las pérdidas de CO_2 de la disolución del suelo, por ejemplo, por asimilación, calentamiento o aireación, precipita cal. El hierro ferroso se oxida con la aireación y precipita. Por variaciones en el *p*H o en la concentración de electrólitos pueden flocular los coloides.

La dirección y la intensidad del transporte por filtración dependen por ello de un modo complejo del suelo, del relieve, del subsuelo, del clima y de los organismos.

En los suelos con avenamiento normal el transporte por filtración está orientado hacia abajo.

Sólo se transportarán sustancias hacia arriba cuando, primero, el substrato sea impermeable y forme una depresión de modo que el agua freática quede cerca de la superficie, y, segundo, el clima sea árido de modo que el agua ascienda por capilaridad debido a la evaporación.

Las aguas de inundación, gravitacional y el agua corriente freática tanto aportan como retiran sustancias.

Los organismos pueden favorecer el transporte por filtración, porque, por ejemplo, suministran materiales que pueden actuar disolviendo (eventualmente de un modo indirecto, por reducción) o dispersando; pueden también reducirlo, por ejemplo, por consumo de agua; o si producen sustancias que forman compuestos insolubles (por ejemplo, quelatos) o que como compuestos insolubles protegen por adsorción a los iones de ser lavados; o a través de la oxidación con la consiguiente precipitación de compuestos de hierro, manganeso y azufre; así como mediante la asimilación de CO_2, que provoca una precipitación de cal.

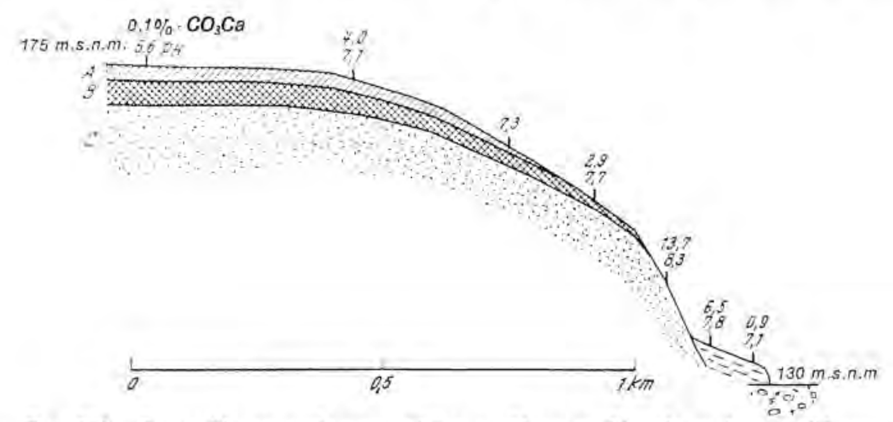


Fig. 250. Contenido en carbonato cálcico y *p*H en perfiles de suelo con diferente intensidad de erosión (según Lemée y Wey, 1950).

Procesos de transporte y vegetación. El transporte por filtración y la mezcla biológica colaboran en la evolución del suelo. Por ello, su influencia sobre la vegetación se trata al considerar el desarrollo de la vegetación y del suelo.

En la edafogénesis van perdiendo importancia las características de la roca, mientras que los productos de meteorización y el humus determinan cada vez más el carácter del suelo y equilibran éste cada vez más, de lo que resulta una vegetación progresivamente más homogénea.

Por el contrario, la erosión inhibe o retrasa el desarrollo del suelo. Cuantos más procesos de pérdida de materiales sufra un suelo, más se pondrán de nuevo de manifiesto las características de la roca madre.

La comunidad clímax del sur de Francia, el *Quercetum ilicis,* que dominaba inicialmente sobre amplias extensiones, florísticamente es muy uniforme y pobre en especies. Pero ya el primer estadio de degradación, consecuencia de talas repetidas y de incendios, el *Quercetum cocciferae,* se divide en tres subasociaciones florísticamente divergentes (véase Fig. 251). Los horizontes A_0 y A_1 del encinar, ricos en humus, han desaparecido, y los horizontes profundos del suelo tienen, pues, una influencia mayor. Si desaparece el *Quercetum cocciferae* por incendio y pastoreo excesivos, la erosión proseguirá, con lo que irán llegando a la superficie horizontes cada vez más profundos en el suelo.

Continuando la degradación, siguen al matorral de *Quercus coccifera* varias asociaciones de *nanofanerófitos* y *caméfitos.*

Al continuar las pérdidas por erosión aparecerán, por último, los horizontes más profundos, de composición química y física muy diferente. Cuanto más variable sea la roca madre, mayor será el número de comunidades florísticamente divergentes en los suelos brutos.



FIG. 251. Erosión del suelo en el *Quercetum cocciferae brachypodietosum* sobre una tierra roja-rendzina mediterránea en Montpellier. (Foto SUSPLUGAS.)

Por ello, en la pequeña región del sur de Francia al oeste del Ródano se presenta una gran cantidad de comunidades ricas en especies sobre los suelos brutos secundarios correspondientes a pedregales silíceos, calizas jurásicas compactas y calizas miocénicas, margas eocénicas, arenas dolomíticas y basalto.

12. Perfil del suelo

El suelo no se forma en un sistema cerrado en el que reinen en todas partes las mismas condiciones. Las condiciones externas acostumbran más bien a variar acusadamente en una dirección: en su parte superior el suelo está en contacto con la atmósfera o con la hidrosfera y en la parte inferior con la corteza terres-

tre; en consecuencia, la influencia de los organismos disminuye también de arriba a abajo. Las variaciones laterales en las condiciones de formación, por el contrario, sólo se ponen de manifiesto cuando las distancias son grandes.

Los suelos muestran, pues, una marcada anisotropía en la dirección vertical: un *perfil* con horizontes.

Profundidad del perfil. Alcanza hasta allí donde la roca madre ha sido modificada por la edafogénesis. Debemos limitarnos aquí a aquellos procesos que se desarrollan en el propio lugar (esto es importante, por ejemplo, en las morrenas).

La profundidad se indica en centímetros. Se distinguen aproximadamente las siguientes profundidades:

	Grosor
suelo muy poco profundo	0- 10 cm
poco profundo	10- 30 cm
medianamente profundo	30- 60 cm
profundo	60-120 cm
muy profundo	más de 120 cm

Capas y horizontes. En un sentido amplio, cualquier segmento del perfil de un suelo es una capa. Las capas pueden ser horizontes (véase más abajo), pero pueden también haberse heredado de la roca madre y entonces se habla de capas en sentido estricto.

Los horizontes son porciones del perfil del suelo que se han formado a través de procesos edafogénicos, que se han desarrollado en el propio lugar.

Se distinguen distintos tipos de horizontes y, por lo general, se los designa con símbolos (véase BACH y col., 1954; KUBIËNA, 1953; MÜCKENHAUSEN, 1962; Soil Survey Manual, 1950; WHITESIDE, 1959).

En los suelos con avenamiento normal se designó inicialmente con A al suelo superior húmico, la parte inferior mineral del suelo con B y el subsuelo con C. El significado actual de los símbolos es:

A = horizonte que sufre lavado.

B = horizonte entre el A y el C (véase más abajo), en el que se acumulan materiales procedentes del superior (horizonte iluvial) o aquel que se diferencia de A y C por la granulación, estructura o color (no es simplemente una transición).

C = Roca madre. Se compone del mismo material que el que ha formado el suelo, pero casi no se ha transformado en la edafogénesis. En los EE. UU. sólo se designa con C al material suelto.

D = sustrato compuesto por un material distinto al de la roca madre, de la que se ha formado el suelo.

G = horizonte glei, influido por agua forastera.

T = horizonte de turba.

Los horizontes se designan con más exactitud empleando subíndices y exponentes:

A_{00} = hojarasca, como máximo de un año de edad.

A_0 = humus bruto = hojarasca de varios años (respecto a la diferenciación de F, L y H véase pág. 413). A_{00} y A_0 no se cuentan muchas veces al medir la profundidad del perfil, ya que son variables y se eliminan fácilmente por influencias externas (incendios, roturación, cultivo).

A_1=horizonte humífero. Horizonte con la mayor acumulación de materiales humínicos (no formadores de humus) formados *in situ* (no transportados) y por regla general mezclados con material mineral. En general pardo grisáceo. Actividad biológica de la máxima intensidad.

A_2=horizonte mineral eluvial (lavado). Contiene una cantidad muy inferior de materia orgánica que A_1, por ello suele ser más pálido. Puede haber perdido alcalinos y alcalinotérreos, iones, sesquióxidos y arcilla (lo mismo que A_1).

A_3=tránsito de A a B o C, pero más parecido a A.

A_p=horizonte A alterado por el arado o por otra causa, eventualmente con mezcla de material procedente del sustrato.

B_1=tránsito de A, pero más parecido a B.

AB=tránsito de A a B, sin distinción de A_3 y B_1.

B_2=horizonte que presenta con la máxima intensidad el carácter de B.

B_3=tránsito de B a C, pero más parecido a B.

Si el B es un horizonte iluvial, se designa la acumulación con un subíndice (también utilizable para el horizonte A):

B_s=horizonte iluvial de sesquióxidos.
B_h=horizonte iluvial de humus.
B_a=horizonte iluvial de arcilla.
B_{ca}=horizonte iluvial de cal.

Un horizonte iluvial cálcico se designa frecuentemente por Ca. Los subíndices también se pueden combinar, por ejemplo, B_{s2}.

Otras características del horizonte B pueden también indicarse:

B^{co}=horizonte B coloreado.
B^{st}=horizonte B estructurado.

Estos dos horizontes se designan también como (B).

A^{cn}, B^{cn}=horizontes con concreciones.

A^{b}, B^{b}=horizontes enterrados.

A^{fo}, B^{fo}=horizontes fósiles, formados bajo condiciones distintas a las actuales (Terra rossa del sur de Francia).

G^{o}=horizonte influenciado por aguas extrañas (de ladera o freática) en el que aparecen manchas herrumbrosas o concreciones de hidróxido férrico hidratado.

G^{r}=horizonte influenciado por aguas extrañas, que está totalmente reducido y por ello es de color gris, azul o verdoso.

T_a=turba de turbera alta (turba ácida).

T_b=turba de turbera baja (turba básica).

Puede indicarse que los perfiles o los horizontes corresponden a un *determinado tipo* de suelo (ver más abajo), mediante letras minúsculas antepuestas a los símbolos del horizonte, por ejemplo:

bA_1=A_1 de tierra parda (Braunerde).
pA_1=A_1 de podsol.
$psgA_1$=A_1 de pseudoglei.

También pueden caracterizarse así transiciones entre dos tipos de suelos:

$brA_1 = A_1$ de rendzina empardecida.

Se pueden distinguir los siguientes grados de diferenciación de un horizonte y utilizar para ello los símbolos siguientes:

muy débil,	por ejemplo,	$((A_0))$
débil		(B_s)
claro		A_1
intenso,	por ejemplo,	$\underline{A_2}$
muy intenso		$\underline{\underline{B_h}}$

Si un horizonte no es continuo se designa con corchetes: $[A_0]$.

La nitidez de los límites de los horizontes se mide por medio de la anchura de la transición que se encuentra entre dos zonas que pertenecen claramente a uno y otro horizonte. Se pueden distinguir las siguientes nitideces en los límites (basado en U.S. Soil Survey), y para ello se utilizan los siguientes símbolos:

Nitidez del límite	Anchura de la transición	Símbolo entre los símbolos de los horizontes	Símbolo en el dibujo
difuso	más de 12 cm	guión doble	· · · · ·
poco claro	de 6 a 12 cm	guión sencillo	–·–·–·–·–
claro	de 3 a 6 cm	cruz	– – – – –
nítido	de 1 a 3 cm	subrayado sencillo	———
muy nítido	menos de 1 cm	subrayado doble	═══

por ejemplo: bB—bC o $\frac{bB}{bC}$ (bB | bC); $pA_2 \| pB_s$ o $\frac{pA_2}{pB_s}$

Se diferencian según U.S. Soil Survey) las siguientes formas de límites entre los horizontes, y para ello se utilizan los símbolos correspondientes en los esquemas de los perfiles:

plano:	grueso del horizonte uniforme en grandes extensiones incluso en detalle
ondulado:	bolsones anchos pero poco profundos
irregular:	bolsones más profundos que anchos
interrumpido:	bolsones o lenguas profundos pero estrechos (por ejemplo, relleno de grietas)

Horizontes biógenas y petrógenas. La diferenciación entre horizontes biógenas y petrógenas, que son distintos por su origen y constitución, es familiar al fitosociólogo.

Los horizontes biógenas están determinados principalmente por el quimismo, por la cubierta vegetal y por el mundo animal que de ella depende; los horizontes petrógenas, en cambio, dependen del subsuelo (horizonte C) y de los factores climáticos (precipitaciones, temperatura) (Fig. 252).

Los horizontes biógenas son de especial importancia en la diferenciación de las distintas comunidades vegetales.

Por ejemplo, los horizontes petrógenas del perfil de un encinar (*Quercetum*

galloprovinciale typicum) pueden tener carácter muy distinto, sin que esta diferencia se manifieste en la composición florística de la subasociación, ya que en este caso es decisiva la parte biógena del perfil.

Puede ser que cuando una raíz vertical llegue al horizonte petrógena desvíe su curso súbitamente y pase a crecer en dirección horizontal.

Tal como señalaba SCHMUTZIGER (1935), en los climas templados y fríos la parte petrógena del perfil disminuye cada vez más, mientras aumenta la de la parte biógena.

Cada asociación bien desarrollada, en las comunidades forestales incluso cada variante, corresponde a determinadas características en el perfil del suelo, sobre todo en la parte biógena del mismo.

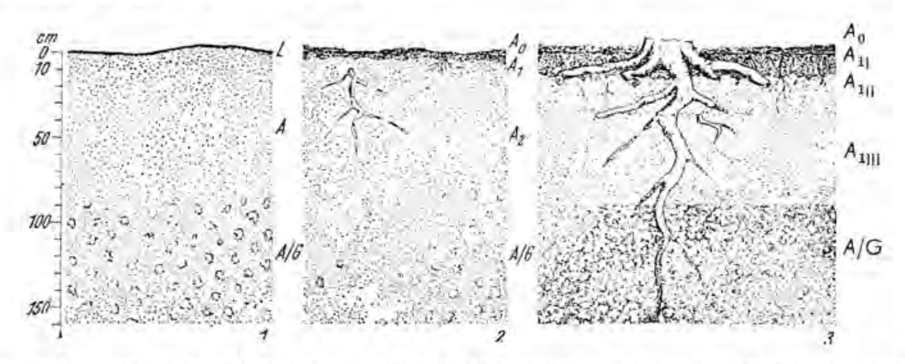


FIG. 252. Desarrollo del perfil del suelo y diferenciación de los horizontes biógenas y petrógenas en las terrazas fluviales en Montpellier (según TCHOU, 1949. *1* Estadio inicial pobre en especies, *2* Estadio de sauceda, *3* *Populetum albae typicum*.

Suelos concretos o individuos de suelo. Cada suelo no tiene únicamente un perfil, sino también una determinada extensión superficial; es, por tanto, un ente tridimensional. Siempre que se mantengan iguales las condiciones de formación del suelo se encontrará el mismo perfil en el terreno. Si varía un factor edafogénico, lo hará también el perfil. Siempre que un suelo presente el mismo perfil se podrá hablar de un mismo suelo y a la correspondiente porción de la cubierta continua de suelo se la denomina suelo concreto o individuo de suelo. Los suelos concretos son el objeto real de la sistemática y genética de los suelos.

A la menor porción del suelo que presenta todas las características esenciales del mismo se la denomina pedon. Este es, en cierto modo, comparable a la célula elemental de un cristal o al área mínima alcanzada por un individuo de asociación fitosociológica.

13. Factores de la edafogénesis

La edafogénesis está influida por la roca madre, los organismos, el clima, el relieve y por el tiempo de que ha dispuesto. Estos factores pueden variar independientemente unos de otros y por ello se les llama factores edafogénicos independientes (JENNY, 1941).

JENNY considera como factor independiente los organismos, es decir, la dotación total de especies (flora, fauna, hombre) de un territorio, a condición de que este territorio no sea demasiado pequeño.

JENNY (1941) distingue en los suelos con dependencia a un solo factor importante:

Litofunciones y litosecuencias.
Funciones climáticas y secuencias climáticas.
Topofunciones y toposecuencias.
Cronofunciones y cronosecuencias.
Biofunciones y biosecuencias (según el factor organismo, véase más arriba).

JENNY (1941) insiste en que sus funciones y secuencias son sólo reflejo de correlaciones estadísticas y excluye explícitamente la cuestión acerca de las relaciones causales. Sin embargo, las dependencias causales son a veces tan manifiestas que hay que considerarlas. La definición de JENNY de funciones y secuencias tiene la ventaja de que los hechos objetivamente determinados y detectables pueden separarse con precisión de las interpretaciones.

Naturalmente, su concepción es aplicable también a las comunidades vegetales, ya que son los mismos factores los que determinan la evolución del suelo y la de las comunidades. En la Geobotánica dinamo-genética puede emplearse el término de serie en lugar del de secuencia.

Las consideraciones siguientes se refieren tanto a observaciones puramente estadísticas como causales, acerca de la influencia de los distintos factores sobre la edafogénesis y el desarrollo de la vegetación, aunque el factor tiempo es considerado en el capítulo de la sindinámica (pág. 582). En lo concerniente a las relaciones con la sistemática de suelos, véase página 438.

a) INFLUENCIA DE LA ROCA MADRE EN LA EDAFOGÉNESIS (LITOSECUENCIAS)

La roca madre, en el sentido estricto de la palabra, es el material de partida que se halla presente en el tiempo cero de la edafogénesis y que irá transformándose durante el proceso: puede tratarse también, por tanto, de materia orgánica. El concepto roca debe considerarse en sentido amplio, como lo hacen los petrógrafos y los geólogos.

Sólo puede considerarse el horizonte C como roca madre cuando está constituido por el mismo material. En el estudio de la influencia de la roca, el problema principal reside en la identificación de la roca madre; prácticamente sólo puede resolverse cuando se puede demostrar la identidad de la verdadera roca madre con el material del horizonte C.

La roca madre influye sobre la edafogénesis a través de las especies minerales que participan en su constitución (quimismo, estructura cristalina):

las proporciones entre las distintas especies minerales,
el tamaño de los granos de los minerales,
el tipo de compuestos orgánicos que participan en su constitución,
el porcentaje de los compuestos orgánicos,
la estructura de la roca (ordenación espacial de los granos y los compuestos orgánicos, porosidad),
la orientación del estrato geológico.

La resistencia a la meteorización depende en primer lugar de estas características. Una roca de grano grueso y porosa está sometida sobre todo a la meteorización física. Cuanto mayor sea la superficie específica asequible, más intensa será la meteorización química. Además, los distintos minerales presentan

una estabilidad específica que depende del tipo de elementos implicados en la constitución, del tipo de enlace y de la estructura cristalina.

Van der Marel (1947, 1949) ha investigado la resistencia a la meteorización de minerales magmáticos de grano grueso y los ha ordenado según este criterio (tabla 47).

Tabla 47. *Resistencia a la meteorización de minerales magmáticos de granulación gruesa* (véase Van der Marel, 1947, 1949)

Resistencia creciente: 1. Vidrio volcánico básico, 2. Olivino, 3. Hiperstena, 4. Biotita, 5. Augita, 6. Anfíbol, 7. Anortita, 8. Epidota, 9. Bitownita, 10. Andesina, 11. Oligoclasa, 12. Moscovita, 13. Granate, 14. Ortoclasa, 15. Microclina, 16. Albita, 17. Alanita, 18. Circón, 19. Estaurolita, 20. Rutilo, 21. Turmalina, 22. Cuarzo.

Jackson y Sherman (1953) dieron una «secuencia de meteorización» para los minerales de grano fino, incluyendo también minerales no magmáticos (tabla 48).

Tabla 48. *Resistencia a la meteorización de minerales de granulación fina* (Jackson y Sherman, 1949)

Resistencia creciente:

1. Yeso (halita, nitrato sódico, cloruro amónico)
2. Calcita (dolomita, aragonito, apatito)
3. Olivino-Hornblenda (augita, diópsido)
4. Biotita (glauconita, clorito magnésico, antigorita, nontronita)
5. Albita (anortita, estilbita, microclina, ortoclasa)
6. Cuarzo (cristobalita)
7. Moscovita (sericita 10 Å, ilita)
8. Silicatos 1:2 con estratificación variable y vermiculita
9. Montmorillonita (beidelita, saponita)
10. Caolinita (haloisita)
11. Gibsita (bohemita, alofana)
12. Hematites (goetita, limonita)
13. Anatas (circón, rutilo, ilmenita, leucoxeno, corindón)

Los minerales formados en el propio lugar durante la edafogénesis son minerales característicos del suelo.

La porosidad y la estratificación influyen en gran manera sobre la permeabilidad y con ello sobre la intensidad del lavado.

La permeabilidad frente al agua disminuye en los sedimentos no consolidados según el siguiente orden: piedras > arena gruesa > arena fina > limo > arcilla. Las rocas impermeables provocan el encharcamiento de los suelos, y en según que condiciones, el empantanamiento de las hondonadas o —en condiciones áridas— salinificación. En las laderas el encharcamiento puede provocar reptación o desprendimientos de tierras.

El tipo de productos de meteorización depende del tipo de minerales de la roca madre y del tipo de la meteorización; por ejemplo, de las reservas de bases depende el grado de saturación que aún se presenta en un suelo después de un tiempo y una intensidad determinada de lavado. Así, los suelos sobre una

roca madre rica en cuarzo y sin cal se acidifican rápidamente, mientras que los suelos sobre caliza lo hacen muy lentamente.

La roca madre influye indirectamente sobre la edafogénesis, a través de su influencia sobre el relieve y no, en último término, sobre la vegetación.

El suelo muestra tanto más la influencia de la roca madre cuanto más extrema sea la composición de esta última (de arena de cuarzo pura o de cal pura no se forman normalmente nuevos productos de meteorización), y cuanto menos haya avanzado la edafogénesis, sobre todo la meteorización; la edafogénesis se ve inhibida en un clima seco y frío, siempre teniendo que volver a empezar a consecuencia de la erosión.

Series de suelos y comunidades vegetales determinadas por la roca madre. TÜXEN y ELLENBERG (1937) han descrito un claro ejemplo de «litosecuencia» en el noroeste de Alemania. Allí se han desarrollado distintos suelos y comunidades vegetales sobre depósitos fluvioglaciales con contenido creciente en arcilla; está representado esquemáticamente en la tabla 49.

TABLA 49. *Comunidades vegetales y suelos sobre depósitos fluvioglaciales con contenido creciente en arcilla en el noroeste de Alemania* (según datos de TÜXEN y ELLENBERG)

Comunidad vegetal	*Querco roboris-Betuletum*	*Querco petraeae-Betuletum typicum*	*Querco petraeae-Betuletum violetosum*
Suelo	Parabraunerde muy podsolizada con un horizonte B con bandas finas	Parabraunerde podsolizada con un horizonte B con bandas gruesas	Parabraunerde con un horizonte B_t compacto
Roca madre	Depósito fluvioglacial con contenido creciente en arcilla →		

Existe una explicación causal para ello: cuanto más pobre en arcilla sea la roca madre, más permeable será, más fácilmente se arrastrará la arcilla hacia la profundidad y más rápidamente se acidificará el suelo. Cuanto menos arcilla haya en el perfil y sea transportada, más delgadas serán las bandas en que volverá a depositarse la arcilla.

TABLA 50. *Comunidades vegetales y suelos sobre roca madre con contenido creciente en cal en el pie sur del Jura suizo* (según datos de J.-L. RICHARD, 1961)

Comunidad vegetal	*Melampyro-Fagetum*	*Carici-Fagetum caricetosum albae*	*Carici-Fagetum caricetosum montanae*
Suelo	Parabraunerde podsolizada	Tierra parda calcárea	Rendzina calcárea (suelo húmico carbonatado)
Roca madre	Contenido creciente en cal → contenido decreciente en material sin cal de las morrenas del Ródano		

J.-L. RICHARD (1961) ha reconocido las siguientes comunidades y suelos en lugares cálidos del piso submontano del Jura suizo sobre roca madre con contenido creciente en cal y decreciente en material sin carbonato cálcico de la morrena del Ródano (tabla 50).

MOOR (1963) ha demostrado que las comunidades vegetales en el Jura pueden utilizarse directamente como indicadores geológicos.

Las litosecuencias están muy extendidas. Así, por ejemplo, en el piso subalpino de los Prealpes se encuentran, sobre rocas madre con distinto contenido en bases, diversas comunidades climácicas y diversos suelos contiguos (tabla 51).

TABLA 51. *Comunidades vegetales y suelos con contenido decreciente en bases en el piso subalpino de los Prealpes suizos* (véanse BACH, KUOCH e IBERG, 1954)

Comunidad vegetal	*Aceri-Fagetum*	*Adenostylo-Abietetum*	*Piceetum subalpinum*
Suelo	Rendzina calcárea muy empardecida	Tierra parda	Podsol
Roca madre	Rica en cal	Pobre en cal	Sin cal
	→ contenido decreciente en cal		

b) INFLUENCIA DEL CLIMA SOBRE LA EDAFOGÉNESIS (CLIMATOSECUENCIAS)

El clima influye en la edafogénesis a través de:

las precipitaciones, concretamente por su tipo, cantidad, distribución, frecuencia y densidad;
la temperatura (temperatura media, oscilaciones diarias y estacionales, extremas);
la luz (duración, intensidad, espectro, así como las oscilaciones diarias y estacionales);
el viento (velocidad, frecuencia, dirección, distribución);
la humedad atmosférica (nivel y oscilaciones).

Los factores climáticos influyen sobre la edafogénesis siempre a través de los distintos procesos de formación particulares. Los factores climáticos determinan el tipo y la intensidad de la meteorización, de la humificación y del transporte de materiales.

Las precipitaciones y la temperatura, que determinan la aridez o humedad de una región, son decisivas para la edafogénesis.

Al aumentar las precipitaciones aumenta la meteorización química si el resto de las condiciones son las mismas. Una medida de ella es, por ejemplo, el contenido en fracción arcilla, aunque hay que pensar que la arcilla del suelo puede provenir también de la roca madre, de la que se libera por disolución de la cal.

JENNY y LEONARD (1934) han investigado en los EE. UU. en regiones con una temperatura media anual de 11° a 13 °C el contenido en fracción arcilla ($<5\ \mu$) de suelos (C) sobre cualquier roca madre, hasta la profundidad de 1 m, y encontraron la siguiente relación con las precipitaciones anuales medias P:

$$C\ (\text{en}\ \%) = 0{,}567\ P + 4{,}52$$

Sin embargo, en la edafogénesis laterítica el contenido en arcilla disminuye como consecuencia de la descomposición de la arcilla y la formación de agregados de sesquióxidos al aumentar las lluvias, y aumenta correspondientemente la relación ácido silícico-sesquióxidos en la fracción arcilla (CRAIG y HALAIS, 1934).

JENNY y LEONARD han estudiado también el contenido en nitrógeno, N (como medida del contenido en humus), en los 25 cm superiores de un suelo tipo loes a lo largo de la isoterma de 11 °C en el medio oeste de los EE. UU., y encontraron una relación aún más estrecha con la cantidad de precipitaciones P. Esta puede formularse del siguiente modo:

$$N\ (\text{en}\ \%) = 0{,}00655\ P - 0{,}023$$

BAVER (citado por JENNY, 1941) encontró en los mismos suelos un aumento significativo del porcentaje de agregados $>0{,}05$ mm al aumentar las lluvias. Este resultado responde al elevado grado de correlación existente entre la agregación y el contenido en arcilla y materia orgánica del suelo.

El aumento de la capacidad de intercambio catiónico en estos suelos al aumentar la pluviosidad (JENNY y LEONARD) corresponde igualmente al aumento de arcilla y de materia orgánica.

Al aumentar las precipitaciones el lavado es mayor. En los suelos áridos el lavado es bajo, por lo que contienen más fácilmente productos solubles de la meteorización que los suelos húmedos y se caracterizan por gran número de comunidades nitrófilas, calcífilas o incluso halófilas (véanse BR.-BL. y BOLÒS, 1957).

Los percolados se transportan principalmente hasta la profundidad a la que normalmente llegan las precipitaciones. JENNY y LEONARD (l. c.) determinaron también la profundidad del horizonte enriquecido en carbonatos en los mismos suelos en los que habían investigado el nitrógeno. Al aumentar 10 cm las precipitaciones se desplaza el límite superior de este horizonte a 25 cm más de profundidad.

No sólo se lavan las sales, sino también los cationes metálicos del conjunto de intercambio (junto con los ácidos de nueva formación en el suelo). Al aumentar las precipitaciones tiene lugar también una acidificación progresiva de los suelos, tal como pudieron comprobar JENNY y LEONARD en sus suelos.

Se presentan también relaciones semejantes a las de las precipitaciones al considerar la temperatura y la humedad. De los muchos ejemplos que cita JENNY (1941) destaquemos simplemente sus diagramas bidimensionales «nitrógeno-clima» y «arcilla-clima».

De las investigaciones en los EE. UU. resultó la siguiente relación entre el contenido en nitrógeno, N, de los suelos limosos de pradera por una parte y la temperatura, T, y el cociente N/S por otra (véase Fig. 253):

$$N = 0{,}55\ e^{-0{,}08\,T}\,(1 - e^{-0{,}005\,N/S})$$

Cuando $N/S = 0$, esto es, en los suelos desérticos, no debemos esperar encontrar nitrógeno, tanto si el desierto es cálido como frío. Si la temperatura se mantiene constante, el contenido de N aumenta logarítmicamente con la hume-

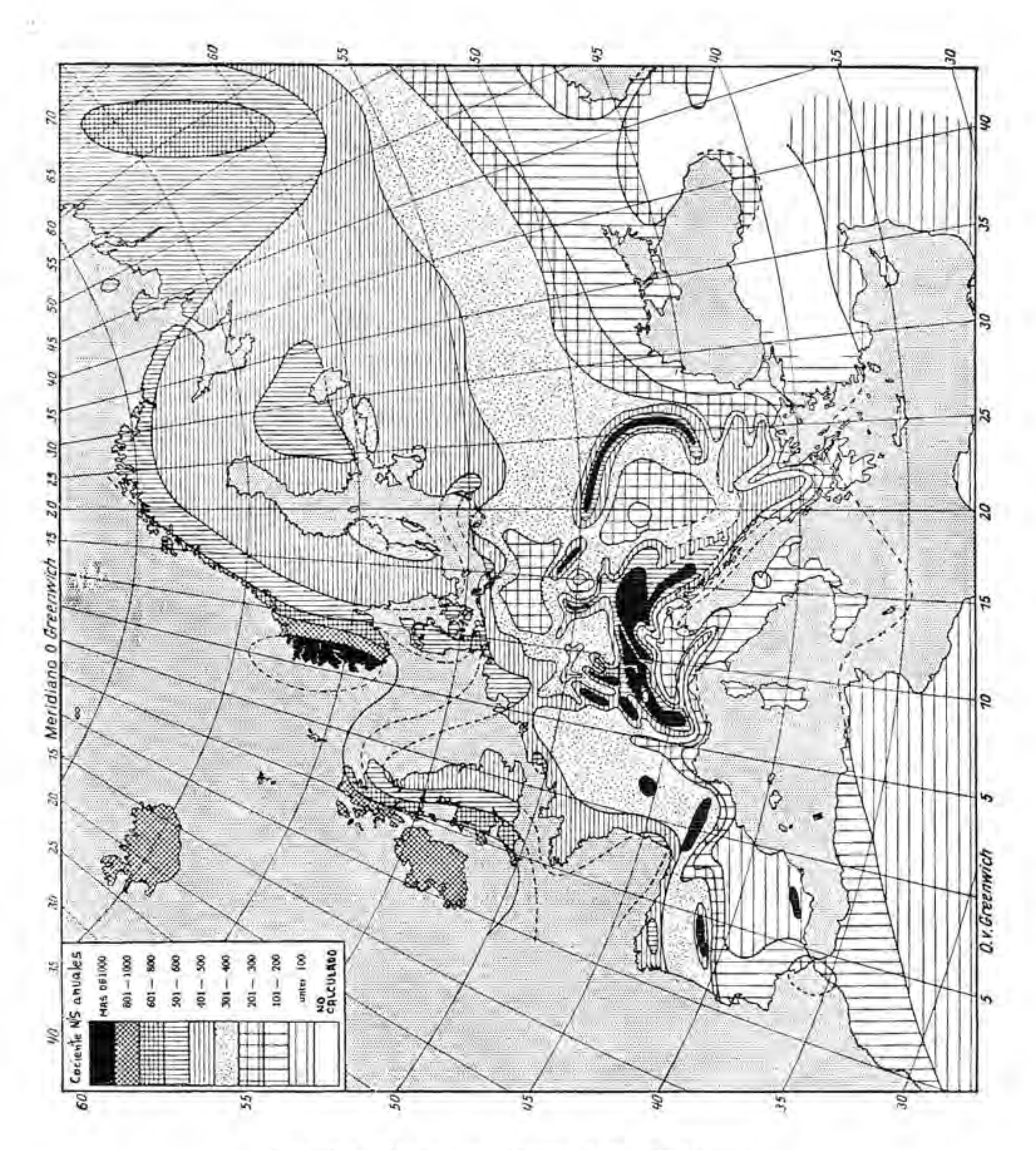


FIG. 253. Mapa del cociente N/S (A. MEYER).

dad. A temperaturas bajas el incremento es mayor que a las altas. A humedad constante disminuye exponencialmente el contenido en N al aumentar la temperatura. El descenso se acentúa al aumentar la humedad.

En base a las relaciones entre el clima y la producción de materia orgánica, JENNY llegó a la conclusión de que el contenido en nitrógeno y con él del humus depende en primer lugar de esta producción de materia orgánica y depende menos de la velocidad de descomposición.

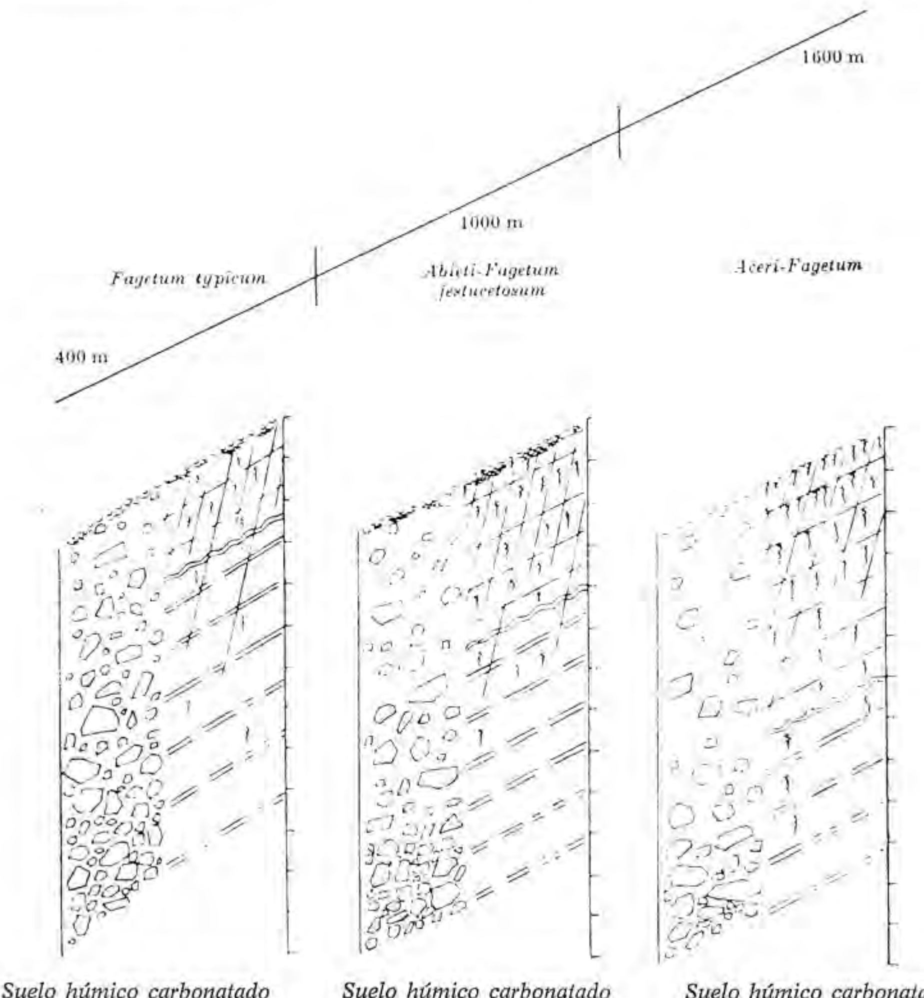
Bajo condiciones distintas no es válida esta fórmula; la aridez y el frío pueden determinar, por ejemplo, el acúmulo de humus bruto.

Entre el contenido en arcilla, C, de los suelos desarrollados a partir de granito y neis, el cociente N/S y la temperatura se obtuvo la siguiente relación:

$$C = 0{,}0114 \cdot N/S \cdot e^{0{,}140\,T}$$

Altitud creciente sobre el nivel del mar

Precipitaciones crecientes, temperatura decreciente, descalcificación creciente, enriquecimiento creciente en arcilla



Suelo húmico carbonatado
fresco (seco)
bien aireado
profundo
algo empardecido

Suelo húmico carbonatado
fresco
bien aireado
profundo
empardecido

Suelo húmico carbonatado
fresco a húmedo
bien aireado
profundo
muy empardecido

FIG. 254. Secuencias climáticas de comunidades vegetales y suelos en una ladera pedregosa coluvial del lado de barlovento en el Jura suizo (según BACH, 1950).

Según esto, tanto en los desiertos secos como en los fríos no debemos esperar prácticamente ninguna formación de arcilla. A temperatura constante aumenta el contenido en arcilla al aumentar la humedad, y tanto más cuanto más elevada sea la temperatura. A humedad constante aumenta exponencialmente el contenido en arcilla con la temperatura, y tanto más cuanto más elevada sea la humedad.

Según la regla que relaciona la velocidad de reacción con la temperatura en los procesos puramente químicos, como, por ejemplo, en la meteorización y la descomposición de la materia orgánica, habría que contar con una duplicación o triplicación de la velocidad de reacción cuando la temperatura aumenta 10 °C.

Al aumentar la humedad (N/S) aumenta también, naturalmente, el lavado; el porcentaje de cationes básicos en el conjunto de intercambio disminuye, baja el *p*H y disminuye también la relación ácido silícico/sesquióxido de la fracción arcilla (véase JENNY, 1949).

Por último, debemos señalar que los *suelos salinos* de tierras interiores tan sólo pueden formarse bajo condiciones áridas, pues sólo en este caso puede llegar agua a la superficie del suelo a través de la ascensión debida a la evaporación, en el supuesto de que el agua freática no sea demasiado profunda.

La influencia del clima sobre la vegetación ya la hemos tratado. Ya que la vegetación, los animales del suelo y los microorganismos influyen igualmente sobre el suelo (véase pág. 397), la influencia indirecta del clima es naturalmente muy fuerte.

La influencia directa e indirecta del clima sobre el suelo es tanto mayor:

cuanto más húmedo y cálido sea el clima,
cuanto más tiempo haya influido el clima sobre el suelo,
cuanto menos haya sido perturbada la edafogénesis por la erosión, acumulación de piedras y el laboreo del suelo, y
cuanto menos extrema sea la roca madre.

Suelos fósiles, relictuales y policíclicos. Por su parte, el clima no es ninguna magnitud constante, sino que varía a lo largo de los siglos y los milenios. Al modificarse el clima varía también la edafogénesis, por lo que la influencia de un determinado clima a lo largo de un extenso intervalo de tiempo, cuando se manifestaría con más claridad, no puede determinarse. Esto se presenta sobre todo allí donde se hayan provocado procesos irreversibles, como la destrucción total de los silicatos primarios en la podsolización (pérdida de la mayoría de las bases) o la laterización (pérdida del ácido silícico). Los suelos que se han formado bajo un clima distinto y después no han podido evolucionar significativamente, se denominan frecuentemente relictuales, y aquellos que han podido evolucionar, policíclicos. Los suelos fósiles se han formado bajo otras condiciones, quedaron entonces sepultados y, por tanto, se conservan.

Series de suelos y comunidades vegetales determinadas por el clima. Se conocen climatosecuencias en distintas regiones y altitudes en la Europa media. El Jura ofrece unas condiciones muy favorables para su estudio (BACH, 1950; MOOR, 1952): extensas laderas de pendiente media compuestas por pedregales calcáreos coluviales semejantes entre sí y cubiertos por bosques climácicos. Al aumentar la altitud sobre el nivel del mar se relevan las comunidades y los suelos.

Cuanto mayor sea la altitud, más intenso es el lavado del carbonato cálcico, más descarbonatada está la tierra fina en el interior del suelo y más se enriquece el residuo en arcilla.

TABLA 52. *Comunidades climácicas y suelos sobre silicato en la Engadina interalpina con clima de tendencia continental* (BR.-BL. y cols., 1926, 1954)

Comunidad vegetal	*Piceetum montanum melicetosum*	*Piceetum subalpinum vaccinietosum*	*Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*	*Caricetum curvulae*
Suelo	podsol férrico poco desarrollado	podsol férrico moderadamente desarrollado	podsol férrico muy desarrollado	podsol pardo de prado
Clima	piso montano superior	piso subalpino inferior	piso subalpino superior	piso alpino
	→ altitud creciente sobre el nivel del mar temperatura decreciente humedad creciente (véase KUOCH, 1954)			

En las regiones suizas con carácter continental se suceden comunidades climácicas y suelos sobre roca madre de silicatos a medida que aumenta la altitud sobre el nivel del mar (BR.-BL. y JENNY, 1926; PALLMANN y BACH, 1954; tabla 52).

Al aumentar la humedad aumenta también la podsolización en el bosque; en los pastizales no puede formarse un podsol férrico.

c) INFLUENCIA DEL RELIEVE EN LA EDAFOGÉNESIS (TOPOSECUENCIAS)

El relieve influye en la edafogénesis a través de:

la macroforma: llano, ondulado, con lomas, montañoso;
la microforma: pico o cresta, cúpula, ladera, terraza, hondonada, llano;
la altitud relativa de las distintas zonas del terreno;
la pendiente y longitud de la ladera;
la exposición al sol y a los vientos;
la altura sobre un nivel de agua local.

El relieve influye directamente sobre todo en las *condiciones de avenamiento* y con ello sobre la meteorización, humificación y percolación. Sin embargo, influye también en gran manera sobre la erosión mecánica y la acumulación de piedras.

Influencia de las macroformas. En las llanuras extensas los productos de meteorización insolubles permanecen en el lugar de su formación, ya que prácticamente no existe un flujo superficial y, por tanto, no hay la erosión por agua. Sin embargo, en determinadas condiciones el viento puede provocar un arrastre y acumulación enormes. En general el avenamiento externo (más allá del perfil) es escaso en los grandes llanos, y con ello se inhibe también la infiltración en el

suelo. Las inundaciones temporales con sus consecuencias son por ello frecuentes en las superficies llanas. Al detenerse la infiltración se inhibe también el transporte por percolación; la pérdida de bases progresa más lentamente y frecuentemente recubren el subsuelo tan sólo las arcillas transportadas a poca profundidad.

Sobre un terreno algo ondulado las condiciones son muy semejantes. Sin embargo, localmente el material fino puede ser arrastrado de las pequeñas elevaciones y acumulado en las hondonadas poco profundas. Los suelos de las hondonadas se vuelven así algo más gruesos a costa de los de situación más alta. Las condiciones de avenamiento son algo mejores en las elevaciones del terreno que en las hondonadas. Según el clima, puede llegarse en estas últimas incluso al empantamiento o a la salinificación.

En los terrenos con colinas el encharcamiento se presenta casi exclusivamente sobre las rocas madres muy poco permeables y en las hondonadas con un fondo impermeable, si no los suelos tienen un avenamiento intenso o medio, El flujo superficial es considerable; ello provoca erosión y acúmulos, cuya magnitud se subestima muchas veces, sobre todo cuando su intensidad es pequeña.

En las regiones montañosas las condiciones son semejantes, aunque la erosión y los acúmulos jueguen un papel mucho más importante.

Como mejor se puede mostrar la influencia del relieve es en una colina asociada a una hondonada en una región de clima húmedo, como Europa central.

a) Si la roca madre y el suelo son muy permeables y las precipitaciones nunca son tan intensas como para que el agua fluya en superficie, y por tanto no se produce erosión, se encontrarán los mismos suelos en la cumbre, en la ladera y en la hondonada (Fig. 255 *a*).

b) Cuando el suelo y el substrato son permeables, pero una parte de las precipitaciones fluye superficialmente sin provocar una erosión, los suelos de la cima sufrirán el lavado más débil, mientras que los de la hondonada serán los más intensamente lavados (Fig. 255 *b*).

c) Si el suelo y el substrato son poco permeables, una parte de las precipitaciones fluirá superficialmente, una parte del agua infiltrada fluirá como agua gravitacional, más o menos paralelamente a la superficie hasta la hondonada. El suelo de la cima sufre exclusivamente pérdidas y el suelo de la hondonada recibirá parte de los materiales lavados. Siempre que no haya erosión se encuentran en las cimas suelos muy acidificados y más bien secos, mientras que los de las hondonadas están poco o nada acidificados y humedecidos por el agua de la vertiente (Fig. 255 *c*).

d) Si en el segundo caso antes examinado, *b)*, la cima sufre algo de erosión y en la hondonada se almacena material, el suelo de la hondonada irá ganando en grosor a costa del suelo de la cima. El de la cima parece haber perdido menos bases que en el caso *b)* porque una parte del material que las ha perdido ha sido transportado; el suelo en la hondonada aparece más desbasificado, ya que debe su engrosamiento al aporte de material que ya ha perdido las bases (Fig. 255 *d*).

e) Si la erosión sigue aproximadamente el mismo ritmo que el lavado en la cima, se encontrará en ella un suelo bruto o inicial y en la hondonada se formará un suelo grueso, pero en parte de carácter coluvial.

f) Si en la cima la erosión es más intensa que el lavado, se acumulará en la hondonada un limo o un pedregal de ladera con carácter de suelo inicial.

g) Si la erosión se inicia más tarde puede establecerse cualquier combinación.

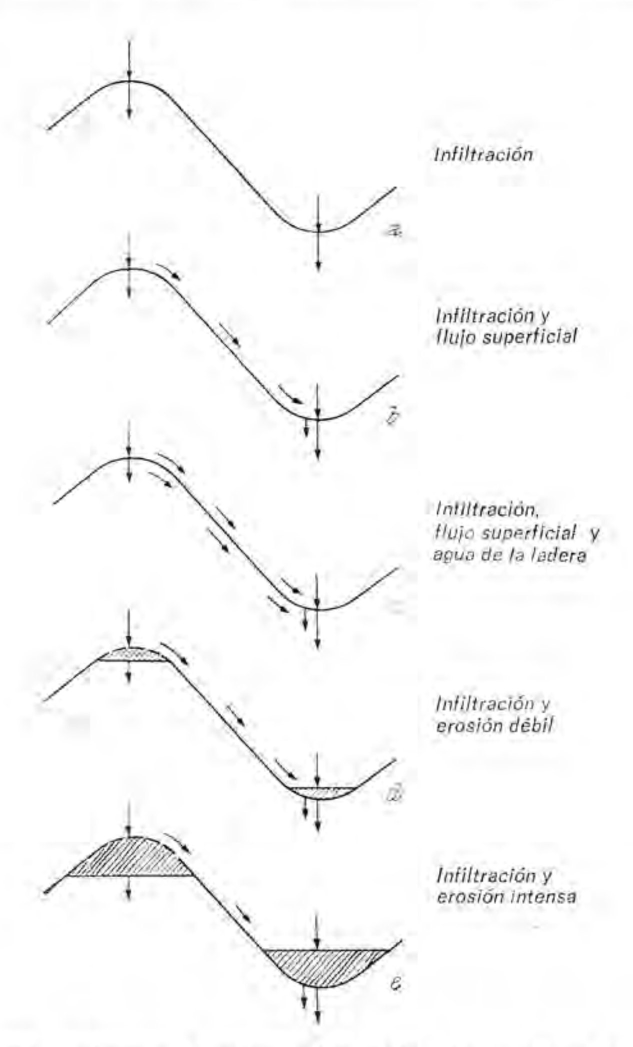


FIG. 255. Influencia del relieve sobre el depósito en climas húmedos.

Diferencias semejantes pueden darse también entre la parte superior e inferior de una ladera. La longitud y la inclinación de la ladera influyen esencialmente en la cantidad y en la velocidad del flujo superficial, lo mismo que en la reptación o el desprendimiento de los suelos húmedos.

Series de suelos y comunidades vegetales determinadas por el relieve. Las «toposecuencias» clásicas se presentan en los bordes de los depósitos de agua en vías de colmatación. KOCH (1926) ha estudiado cuidadosamente un ejemplo característico, no poco frecuente, del noreste de Suiza.

Las distintas comunidades están primariamente ligadas a un determinado nivel del agua; pueden colonizar directamente suelos brutos y construir sus propios suelos. En este caso se trata de una serie puramente topográfica. Las comunidades pueden también sustituirse con el tiempo, como consecuencia del terraplenado, aunque con ello vaya casi siempre unida también una llegada de nuevo material mineral (roca madre), de modo que en este caso no se puede hablar de una sucesión puramente genética.

En las comunidades vegetales y suelos de ribera de los ríos se trata también de secuencias topográficas, tal como ha indicado recientemente MOOR (1958) (véase Fig. 256).

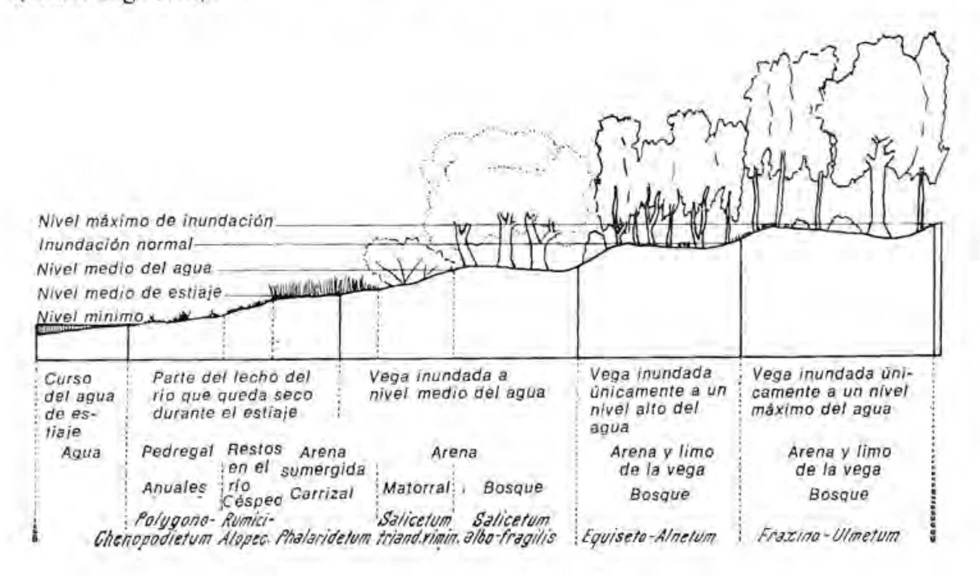
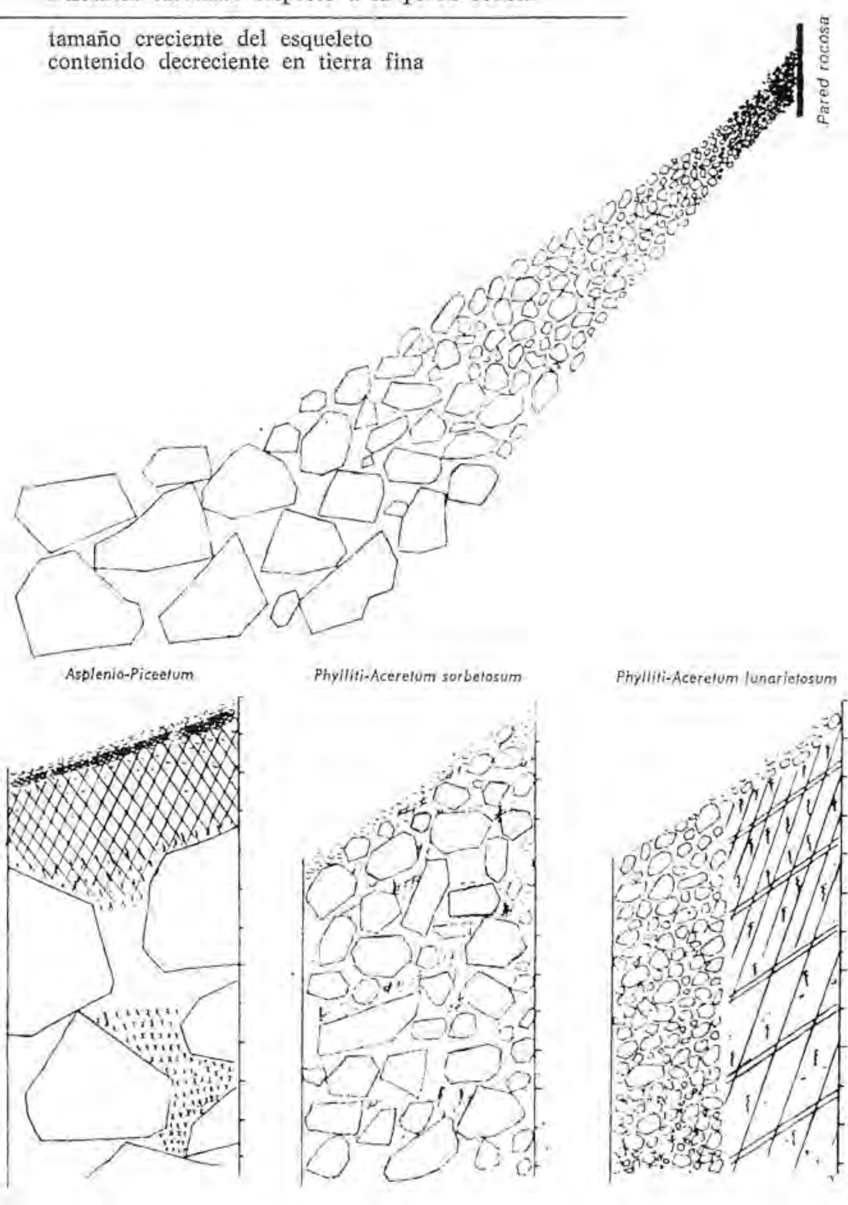


FIG. 256. Toposecuencia de las comunidades vegetales y los suelos en las riberas de un río en la región prealpina de Suiza (según MOOR, 1958).

Las distintas comunidades crecen a un nivel muy bien determinado con relación al del agua del río. Si este nivel varía por erosión o acumulación, se desarrolla una nueva comunidad, la correspondiente, sin que influya la que había anteriormente. La sucesión de comunidades a lo largo del tiempo es, por tanto, consecuencia del cambio de condiciones ecológicas y no una cronosecuencia, un desarrollo puramente genético en el que permanecen iguales todos los factores, excepto el tiempo.

En el perfil longitudinal pueden establecerse también secuencias topográficas. En el curso alto, donde el arrastre domina sobre el depósito, se encuentran suelos de ribera con esqueleto grosero; en el curso medio, donde se equilibran el arrastre y el depósito, se encuentran suelos de ribera arenosos; en el curso bajo, donde dominan los depósitos, se encuentran suelos de ribera arcilloso-limosos. Esto es también válido para los suelos aluviales de regiones extensas de las grandes áreas fluviales, para las que se ha introducido el término «catena».

Desde hace tiempo se conoce gran cantidad de toposecuencias. En la figura 257 se da un ejemplo especialmente claro en el Jura y otro de Podolia en la figura 394.



Suelo bruto carbonatado turboso, sin tierra mineral, con grandes piedras

Suelo húmico carbonatado algo húmedo, muy pobre en tierra mineral, con piedra media y gruesa, suelo húmico carbonatado poco desarrollado

Suelo húmico carbonatado [1] algo húmedo, pobre (o no) en tierra mineral, con piedra media y pequeña, bastante desarrollado

[1] En la lista de perfiles están a la izquierda el esqueleto y a la derecha la tierra fina.

Fig. 257. Toposecuencia de comunidades vegetales y suelos en una ladera pedregosa en situación de umbría en piso montano del Jura suizo (según Bach, 1950).

El material se fracciona en las laderas de pedregales: el material más fino queda junto a la pared rocosa, la zona media del pedregal tiene un esqueleto que va desde grava gruesa a bloques finos en disposición muy inestable y al pie del pedregal se almacenan los bloques más gruesos.

d) INFLUENCIA DE LOS ORGANISMOS EN LA EDAFOGÉNESIS (BIOSECUENCIAS)

La influencia de los animales del suelo, de los microorganismos y de las plantas superiores en la edafogénesis se ha tratado ya con detalle anteriormente (capítulo III, véase también VIENNOT-BOURGIN, 1960).

Series antropozoógenas de suelos y comunidades vegetales. Son raros los ejemplos indiscutibles de biosecuencias sin influencia humana.

En cambio, las biosecuencias antropógenas son muy abundantes. Un buen ejemplo es el de la transformación de un *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum* en un *Nardetum* (véase PALLMANN y HAFTER, 1933; FREI, 1943; F. RICHARD, 1945; BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954):

TABLA 53. *Transformación antropógena de un* Rhododendro-Vaccinietum *en* Nardetum

Comunidad vegetal	*Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*	*Rhododendro-Vaccinietum extrasilvaticum*	*Nardetum*
Suelo	podsol férrico	podsol húmico-férrico secundario	podsol húmico-férrico secundariamente empardecido
Influencia humana	escasa	clareo intenso del bosque	bosque destruido, pastizal

14. Sistemática de los suelos

Las opiniones acerca de la sistemática de suelos son aún hoy día divergentes. Así, muchas veces se ha denominado con el mismo nombre a suelos distintos y suelos iguales han recibido distintos nombres (véase, por ejemplo, ALBAREDA y HOYOS DE CASTRO, 1948). De todos modos, la argumentación esgrimida también por PALLMANN, según la cual la sistemática de suelos ha de basarse en su perfil, ha sido aceptada por casi todo el mundo (véanse PALLMANN, 1947; KUBIËNA, 1953; LAATSCH y SCHLICHTING, 1959; DUCHAUFOUR y AUBERT, 1960; Soil Survey Staff, 1960; FRANZ, 1960; MÜCKENHAUSEN, 1962).

En la clasificación de suelos se conciben los distintos tipos, subtipos, variantes, etc., igual que las comunidades vegetales, como unidades abstractas (FRANZ, 1960, entre otros).

Sin embargo, hoy día su ordenación aún no es segura. KUBIËNA (1950), el primero que consideró los suelos de toda Europa, los ordena en tres grandes grupos principales, los suelos subacuáticos, los semiterrestres y los terrestres.

La ordenación jerárquica de PALLMANN tiene, frente a ésta, la ventaja de estar construida de un modo cerrado y lógico.

El sentido de circulación de los percolados es decisivo para la definición de las unidades superiores.

La clasificación se basa en principio en caracteres propios del suelo, fácilmente reconocibles, en cuyo marco pueden incluirse, llegado el caso, nuevas características que aparezcan al aumentar nuestros conocimientos.

No se puede negar un cierto paralelismo entre este sistema de los suelos y el sistema florístico-ecológico de las comunidades vegetales (véase pág. 114) que se ha introducido y demostrado como válido desde hace tiempo. No debemos olvidar, sin embargo, que ambos sistemas se basan en criterios totalmente distintos.

Clasificación según PALLMANN

PALLMANN (1947; véase también PALLMANN, RICHARD y BACH, 1948) ha construido una clasificación en base a las siguientes unidades y criterios:

1. Clases: según la dirección del transporte por percolación. (¿Resultan pérdidas, ganancias o sólo una nueva distribución de los materiales a través del transporte por filtración?).
2. Ordenes: según la constitución de la estructura filtradora. (¿La estructura del suelo se ha formado sólo por meteorización física o sólo por química? ¿Está implicado el humus significativamente en la constitución de la estructura?)
3. Alianzas: según el quimismo característico de la parte inorgánica de la estructura.
4. Tipos: según el percolado característico.
5. Subtipos: según lo marcadas que estén las características del tipo.
6. Variedades: según otras características varias.

Descripción de algunos tipos de suelos. A continuación clasificaremos según la propuesta de PALLMANN (1948) algunos suelos europeos importantes y los caracterizaremos brevemente desde el punto de vista genético, morfológico y eco-

TABLA 54. *Situación de distintos tipos de suelos en el sistema de Zürich* (PALLMANN, RICHARD, BACH, 1949)

	Tierra parda	Podsol
1. Clase	endopercolativo	endopercolativo
2. Orden	órgano-minerógena	órgano-minerógena
3. Alianza	ferrisialítico	ferrisialítico
4. Tipo	terralk	sesquihum
	Suelo húmico carbonatado	**Rendzina**
1. Clase	endopercolativo	endopercolativo
2. Orden	órgano-petrógena	órgano-minerógena
3. Alianza	terralkítico	sial-terralkítico
4. Tipo	terralk	terralk
	Suelo silíceo húmico	**Suelo de turbera alta**
1. Clase	endopercolativo	endopercolativo
2. Orden	órgano-petrógena	organógena
3. Alianza	sialítico	
4. Tipo	acidhum	acidhum

lógico (véase BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954). Una indicación acerca de su distribución no es necesaria, ya que se han descrito en casi todos los continentes.

Suelos húmicos carbonatados. Los suelos húmicos carbonatados se componen de caliza (dolomita), más o menos finamente desmenuzada, pero apenas modificada químicamente por la meteorización. Casi no hay silicatos. El contenido en humus de la tierra fina es muy alto: el humus se compone de humatos, de alcalinotérreos de gran capacidad de intercambio y de un elevado grado de saturación. La reacción va de neutra a alcalina. El suelo es muy permeable y se seca fácilmente; se calienta rápidamente. El perfil muestra un horizonte de mull

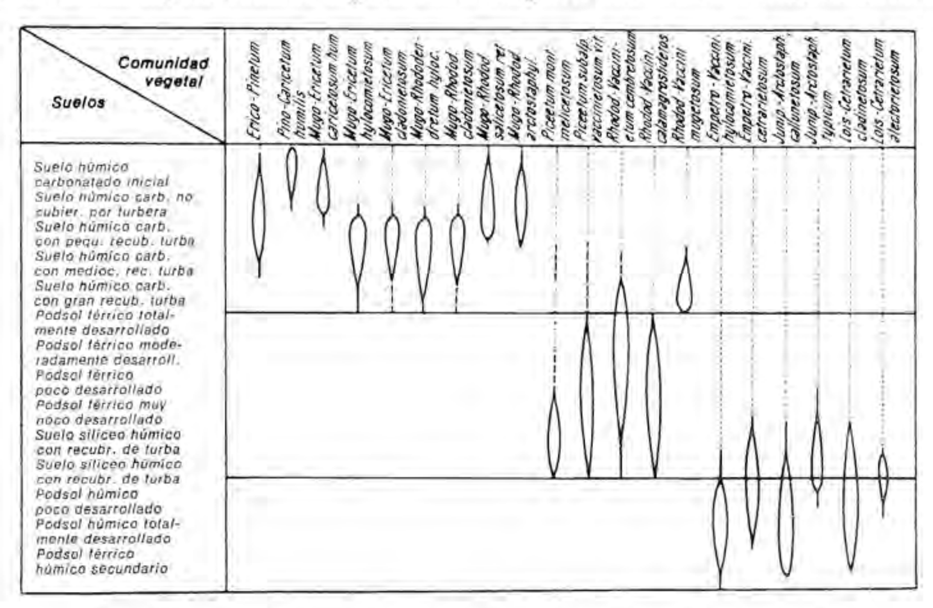


FIG. 258. Algunas comunidades de los *Vaccinio-Piceetalia* y sus suelos (BR.-BL., PALLMANN, BACH, 1954).

(kA_1) muy desarrollado, que transgrede generalmente de forma difusa al horizonte de meteorización de la tierra mineral (kA_2), que a su vez es difícil de delimitar con respecto a la roca madre (kC) (véase Fig. 259).

Las características sistemáticas de los suelos húmicos carbonatados son:

Sentido de percolación:	endopercolativo
Origen del filtro:	órgano-petrógena [1]
Filtro mineral:	terralquítico
Percolado:	terralk

Los suelos húmicos carbonatados se presentan en regiones de climas templados a fríos y sobre rocas madre con un contenido muy elevado en cal (o dolomita).

En los climas templados húmedos se degradan por pérdidas sucesivas de carbonatos en el sentido de las tierras pardas.

1 El suelo se compone de humus y rocas meteorizadas físicamente.

En un clima húmedo frío se forma sobre los suelos húmicos carbonatados, bajo poblaciones de coníferas, un depósito de humus ácido (A_0+A_1) tal como se encuentra en los podsoles.

En un clima semihúmedo sobre las calizas se forman suelos con las propiedades típicas de las tierras negras.

En los verdaderos suelos húmicos carbonatados no se da una humidificación por apelmazamiento, ya que la roca madre es de granulación demasiado grosera.

Los suelos húmicos carbonatados se denominan también frecuentemente como rendzinas de las calizas.



FIG. 259. Perfil de suelo húmico carbonatado en un claro del *Pino-Caricetum humilis* (Parque Nacional Suizo), 1900 m. (Foto H. PALLMANN.)

Rendzina. La rendzina se forma sobre margas, esto es, arcilla que contiene cal. El contenido en humus de la tierra fina del horizonte de mull (rA_1) es relativamente bajo; el humus está en forma de complejos arcilla-humus. La capacidad de intercambio de la tierra fina es media o elevada y por unidad de volumen de rizosfera puede ser muy grande. La saturación es elevada y la reacción de neutra a alcalina. La capacidad hídrica de la tierra fina es grande, pero tan sólo una parte del agua puede ser captada por las plantas. La capacidad aérea del horizonte de mull va de media a elevada y disminuye rápidamente con la profundidad. La profundidad morfológica y fisiológica del perfil es menor que en las tierras pardas y en los suelos húmicos carbonatados. Los límites entre los horizontes (rA_1, rA_2, rC) son más o menos difusos.

Características sistemáticas de la rendzina son:

Sentido de percolación:	endopercolativo
Origen del filtro:	órgano-minerógena [1]
Filtro mineral:	terralquítico-sialítico [2]
Percolado:	terralk

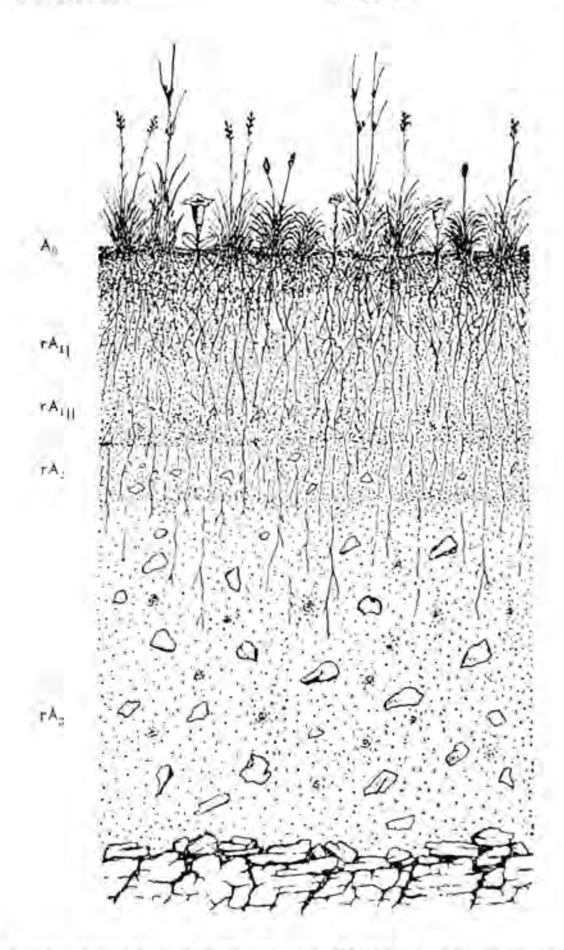


FIG. 260. Perfil de una rendzina alpina en los Pirineos orientales sobre caliza devónica (BR.-BL., 1948).

A_0 0,5 cm de hojarasca de Glumifloras, *p*H 6,8

rA_{1_I} 5 cm de tierra fina rica en humus, color pardo chocolate, con abundantes raíces, sin esqueleto, *p*H 6,3

$rA_{1_{II}}$ 15 cm de tierra fina pardo-gris oscura, aterronada sin esqueleto, *p*H 7,3

rA_2 4-5 cm de tierra fina bastante compacta, pardo amarilla, con algunas pequeñas piedras, *p*H 7,3

rA_3 35 cm de tierra fina compacta, arcilloso-plástica, algo húmeda, color ocre, con manchas férricas muy ligeras y muchos pedazos angulosos de roca, *p*H 7,3-7,45

---

1 El suelo se compone de humus y material mineral químicamente meteorizado.

2 El material mineral del suelo se compone de cal y minerales de arcilla.

Como estadios duraderos de la edafogénesis se encuentran rendzinas en las laderas muy pendientes; allí donde la erosión es más débil, se degradan generalmente hacia tierras pardas en un clima templado húmedo. Debido a la baja permeabilidad de la roca madre aparece frecuentemente el encharcamiento; sin embargo, las rendzinas bien desarrolladas tienen un avenamiento normal.

Estas rendzinas se distinguen frecuentemente de las rendzinas calizas con la denominación rendzinas **de las margas.**



FIG. 261. Pastizal climácico de *Nardus* corroído por el viento sobre un suelo silíceo húmico sobre pedregal granítico en la cresta del Mont Lozère, 1700 m. (Foto CABOUAT y BR.-BL.)

Suelos húmicos silicatados. Los suelos húmicos silicatados se componen de roca meteorizada físicamente, pero apenas alterada químicamente; en la parte superior del perfil está mezclada con humus. Lo soluble —sobre todo sustancias húmicas ácidas— se lava con el agua de las precipitaciones.

Características sistemáticas de los suelos húmicos silícicos:

Sentido de transporte:	endopercolativo
Origen del filtro:	ógano-petrógena
Filtro mineral:	sialítico
Percolado:	acid-hum [1]

Los suelos húmicos silicatados están muy extendidos como estadios persistentes de la edafogénesis en el piso alpino de los Alpes. A menor altitud pueden aparecer en la serie genética de las tierras pardas y de los podsoles como estadios siguientes al de los suelos brutos silicatados.

Tierra parda (Braunerde). El perfil de una tierra parda está claramente estratificado en un horizonte de mull (bA_1), un horizonte mineral de meteorización superior e inferior y la roca madre. Sin embargo, los límites entre los horizontes no están bien definidos. Los horizontes A han perdido los carbonatos.

[1] Se transportan por percolación materiales húmicos.

Los silicatos también han sido afectados intensamente por la meteorización química. Las partículas minerales están recubiertas por óxido de hierro hidratado, lo que otorga al suelo el tono pardo. El contenido en humus en el horizonte de mull supone del 4 al 12% y va disminuyendo progresivamente con la profundidad. Se trata de un mull coprógena. El grado de saturación en los horizontes A es del 20 al 50% y, por lo general, aumenta poco hasta la profundidad de descarbonatación y luego más rápidamente. La reacción es débilmente ácida y se vuelve neutra o débilmente alcalina si la roca madre contiene carbonatos. Muchas veces puede verse un transporte de arcilla. El horizonte de mull presenta



FIG. 262. *Quercion robori-petraeae,* degradado, sobre una tierra parda climácica en el Aigoual, 800 m. (Foto Congrès pédol., Montpellier.)

una buena formación de terrones y tiene unas capacidades hídricas y de aireación considerables. La grumosidad y el volumen de los poros disminuyen con la profundidad y la capacidad de aireación más deprisa que la hídrica.

Las características sistemáticas de las tierras pardas son:

Sentido de transporte:	endopercolativo
Origen del filtro:	órgano-minerógena
Filtro mineral:	ferri-sialítico [1]
Percolado:	terralk

La tierra parda representa el suelo tipo de los climas templados húmedos de verano fresco en las latitudes medias (C_{fb}, según KÖPPEN). La vegetación natural es el bosque planocaducifolio mixto. En condiciones climáticas óptimas pueden

1 El suelo se compone de silicatos y sesquióxidos libres.

desarrollarse tierras pardas lo mismo a partir de rocas carbonatadas que de las silíceas o desprovistas de carbonatos. En los climas muy húmedos, la tierra parda se encuentra preferentemente sobre roca madre carbonatada no demasiado permeable, que resiste durante mucho tiempo a la podsolización.

Al aumentar la humedad del clima, manteniéndose la temperatura igual o inferior, al aumentar la permeabilidad y la pobreza en cal o en bases de la roca madre, la tierra parda se degrada en dirección al podsol.



FIG. 263. Perfil de un podsol en el *Quercetum medioeuropaeum molinietosum* en Estrasburgo, sobre arenas aluviales pobres en cal. (Foto P. LOSSAINT.)

Al disminuir la humedad la cal que es arrastrada de los estratos superiores precipita en los inferiores como eflorescencias de cal. El perfil adquiere así cierto parecido con el chernosiom (tierra negra).

Si el perfil se encuentra en la zona alcanzada por las oscilaciones del nivel del agua freática se formará allí un gley. En este caso, el hierro se reduce en el suelo encharcado; en forma de $Fe(HCO_3)_2$ es soluble en el suelo y puede transportarse en todas direcciones. Si baja el nivel del agua freática y ello permite la llegada de aire, vuelve a oxidarse el hierro y precipita; pueden formarse concreciones. La aparición de un gley en el perfil de un suelo es frecuente cuando

el subsuelo es poco permeable; se reconoce por las manchas pálidas de reducción y las herrumbrosas de oxidación; frecuentemente llaman la atención en un corte del perfil las concreciones oscuras de óxido de hierro hidratado.

Hoy se separan frecuentemente las tierras pardas con intenso transporte de arcilla bajo el nombre de «Parabraunerde» de las tierras pardas comunes.

Las tierras pardas que aún contienen cal en el perfil se diferencian como tierras pardas calcáreas (Kalkbraunerde).

Podsol. En el perfil de un podsol están claramente formados y delimitados los distintos horizontes.

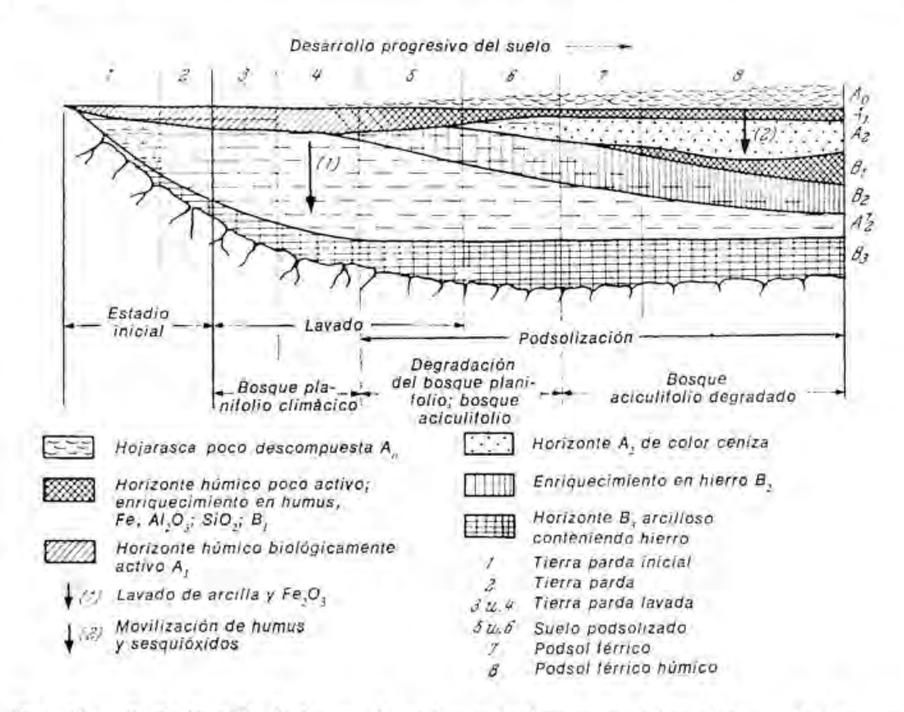


FIG. 264. Podsolización bajo un *Quercion robori-petraeae* (climácico) en la Francia occidental atlántica (de DUCHAUFOUR, 1960).

El horizonte pA_0 está formado por una aposición de humus de tipo mor groseramente filamentoso y muy ácido. Puede separarse como una masa compacta del horizonte pA_1, aún más ácido, formado por un mor de grano fino, a veces puramente orgánico. pA_0 y pA_1 forman la rizosfera principal de la vegetación. Por debajo y muy bien delimitado aparece el horizonte pA_2. Este horizonte, casi totalmente mineral, está especialmente enriquecido en cuarzo, que ha quedado como residuo; los demás minerales están empalidecidos. Mientras que los sesquióxidos recubren, con tonalidad herrumbrosa, las partículas de suelo de la tierra parda, en el podsol son transportados hacia abajo bajo la influencia de las sustancias húmicas. La reacción es fuertemente ácida y el contenido en nutrientes bajo. La estructura es primitiva. El horizonte pB se enriquece en sesquióxidos

y materiales húmicos transportados; por ello es de color rojo oxidado-pardo. Si está poco consolidado se habla de Orterde; sin embargo, si los sesquióxidos han cementado todo el horizonte, se habla de Ortstein. En comparación con el pA_2 su reacción es algo inferior, pero aún muy ácida. La transición a la roca madre es generalmente difusa.

Las características sistemáticas de los podsoles son:

Sentido de percolación:	endopercolativo
Origen del filtro:	órgano-minerógena
Filtro mineral:	ferri-sialítico
Percolado:	sesqui-hum [1]

El podsol representa el suelo típico del clima boreal de inviernos húmedos y fríos. La vegetación natural está constituida por bosques de aciculifolios y matorrales de arbustos enanos. En los climas húmedos la roca madre puede ser roca silicatada carente o provista de carbonatos. En climas menos húmedos se encuentran podsoles únicamente sobre rocas muy permeables ácidas y sin cal.

Al disminuir la humedad se da en los suelos la transformación a tierras pardas. El podsol puede sufrir una transformación regresiva en una tierra parda secundaria de pastizal por exposición a la luz o pastoreo, en este caso los horizontes primitivos del podsol se entremezclan por acción de los organismos del suelo.

Bajo la influencia de oscilaciones del nivel de la capa freática puede también formarse un gley en el perfil de podsol (podsol gleificado).

Allí donde el ortstein dé lugar a un estrato impermeable al agua, pueden originarse turberas.

Los podsoles con un contenido relativamente bajo en humus en el horizonte de acumulación ($<6\%$) se denominan *podsoles férricos* y son propios, sobre todo, de comunidades forestales subalpinas acidófilas. Los podsoles con horizontes marcadamente enriquecidos en humus se denominan *podsoles húmicos,* frecuentes bajo las comunidades de arbustos enanos subalpinos en el exterior de los bosques. No deben confundirse estos podsoles húmicos subalpinos con los nórdicos y atlánticos (véase Fig. 264).

Chernosiom. El chernosiom o tierra negra es el suelo tipo característico de las regiones secas de la Europa oriental desde Hungría y el sureste de Polonia, a través de la Rusia meridional hasta el interior de Siberia. Normalmente, bajo un horizonte A muy eutrófico y con muchas raíces profundas, cuyo contenido en humus oscila entre 4,5 y 10,5% según TUMIN, sigue en el chernosiom común (medio) un horizonte de unos 60 cm de profundidad enriquecido en carbonatos (bieloglaska).

El chernosiom ha sido estudiado con detalle por los edafólogos rusos, incluso en regiones donde el cociente N/S oscila entre 125 y 375.

Los edafólogos rusos diferencian el chernosiom de la silvostepa y el de la verdadera estepa, ya que soportan una vegetación totalmente distinta.

Los suelos de la silvostepa indican que se ha producido una variación climática en época no muy lejana, una introducción del bosque en la estepa, lo que señala un aumento de la humedad (BERG, 1958).

---

[1] Se transportan sesquióxidos juntamente con el humus.

La vegetación característica del chernosiom es una estepa de gramíneas y hierbas no graminoides, densa, cerrada, de altura considerable, muy rica en especies y con abundantes flores.

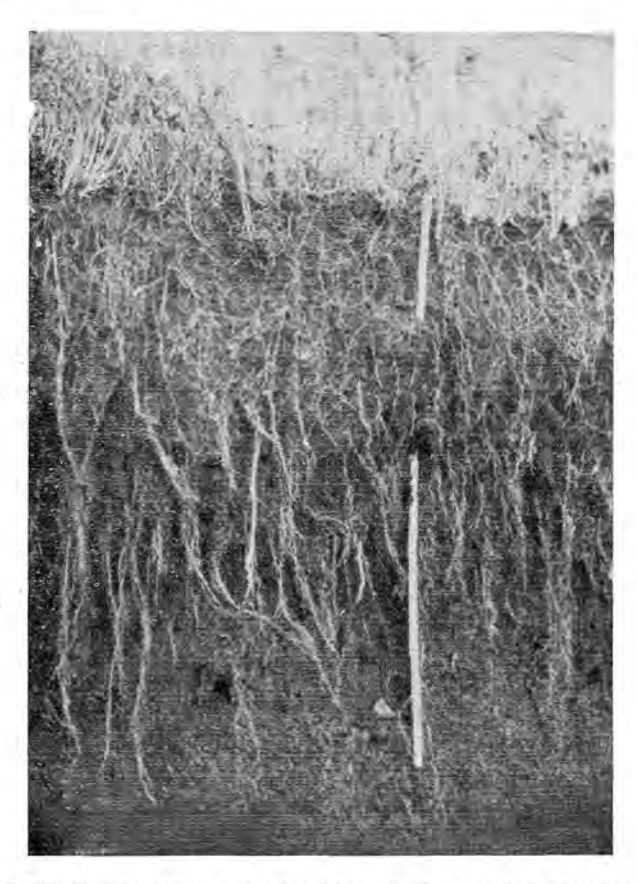


FIG. 265. Perfil de una tierra negra-rendzina en el *Festucion vallesiacae* estepario de Ostrowiec, Podolia, 1 m de grueso. (Foto FIRBAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

Según los inventarios de LAWRENKO y DOCHMAN (1935), la vegetación de gramíneas y hierbas no graminoides del chernosiom medio de la llanura esteparia de Starobielsk se compone principalmente de las siguientes especies:

Festuca vallesiaca	*Adonis wolgensis*	*Salvia nutans*
Stipa capillata	*Ranunculus polyanthemus*	*Odontites lutea*
Stipa rubentiformis	*Potentilla patula*	*Verbascum phoeniceum*
Stipa lessingiana	*Potentilla opaciformis*	*Plantago media*
Bromus erectus	*Filipendula hexapetala*	*Asperula glauca*
Bromus inermis	*Medicago falcata*	*Inula hirta*
Carex supina	*Lathyrus pallescens*	*Serratula radiata*
Bellevalia ciliata	*Peucedanum ruthenicum*	*Achillea setacea*
	Artemisia austriaca	

Terra rossa y rendzina mediterránea. Todavía se ha investigado poco la dinámica de las tierras rojas y amarillas. La verdadera terra rossa, pobre en carbonatos, roja oscura y compacta, es generalmente relictual (véase KUBIËNA, 1950). Sobre ella se ha depositado un perfil moderadamente humífero y pobre en carbonatos, la rendzina mediterránea, tal como se desarrolla en el sur de Francia bajo el bosque climácico del *Quercion ilicis*. No son frecuentes los perfiles completos, no alteradcs.



FIG. 266. *Festucion vallesiacae* sobre un chernosiom en la silvostepa de Ostrowiec, Podolia. (Foto FIRBAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

En los alrededores de Montpellier el perfil normal bajo el *Quercetum ilicis galloprovinciale* sobre una caliza jurásica compacta, tiene el siguiente aspecto:

tr A_0=hojarasca poco desarrollada; restos de ramas y hojas de *Quercus ilex*.

tr A_1=de 5 a 25 cm de tierra fina, suelta, aterronada, bastante rica en humus y organismos (6 a 20% de componentes orgánicos); frecuentemente ha perdido los carbonatos, es de color pardo grisáceo oscuro a negruzco y *p*H de 7,8.

tr A_2 (tr B_1)=(10 a) 30 a 50 cm de tierra fina, de fractura angulosa, descalcificada, oscura, gris rojiza, pobre en humus (1 a 4%), con gran actividad biológica; *p*H de 7,2 a 8,2; pasa paulatinamente al horizonte siguiente.

tr A_3 (tr B_2)=limo rojo de (15 a) generalmente más de 25 cm de grueso, compacto, pobre o carente de carbonatos, casi sin humus, el cual en contacto con el aire se endurece como la piedra y se deshace en pedazos poliédricos, rojo teja o amarillento; pH de 7,4 a 8,3, terra rossa fósil, substrato caliza jurásica.

En la misma región, pero sobre una marga calcárea impermeable, se forma la tierra amarilla mediterránea, rica en carbonatos, que incluye frecuentemente un horizonte muy acusado de acumulación de carbonatos.

La vegetación forestal característica de estos suelos es el bosque siempre verde de *Quercus ilex* en distintas subasociaciones y variantes, el cual ha sido destruido, excepto algunos restos. Las comunidades sustituyentes (maquia, garriga, etc.) co-

rresponden a perfiles de suelos decapitados y muchas veces reducidos casi al esqueleto del horizonte C.

Gley y pseudogley. Lo suelos gley están impregnados por el agua freática o el agua que desciende por la ladera. El agua de la capa freática aporta sustancias disueltas al suelo y también se las lleva. En la zona de humedad perma-



Fig. 267. Tierra roja-rendzina en la garriga de Montpellier bajo el *Brachypodietum ramosi* (trA_1). Raíces de arbustos (*Quercus coccifera*, etc.) en el trA_2 pardo rojizo. Raíces de *Quercus ilex* penetrando en las grietas de la roca con tierra roja fósil (trB).

nente con agua pobre en oxígeno se reduce totalmente el suelo y el hierro se presenta en forma ferrosa, coloreando al suelo con un tono grisáceo a azulado (horizonte G^r). Allí donde el aire llega ocasionalmente aparece el hierro, en parte como concreciones de hidróxido férrico hidratado, y el suelo adquiere unas manchas rojas (horizonte G^0).

Bajo comunidades de suelos encharcados están muy extendidos los suelos gley permanente en los climas templados y cálidos (véase Fig. 194).

La formación temporal de un gley se presenta, entre otros casos, en las comunidades de ventisqueros del *Salicion herbaceae* de los Alpes, de los Cárpatos

y de los Pirineos, en los suelos salinos de las lagunas y en el *Deschampsion mediae* de los suelos margosos impermeables de Europa meridional (véase Br.-Bl. y Pawlowski, 1931) que en invierno están húmedos, en verano secos y muestran grietas en el suelo.

Los suelos de pseudogley que no siempre son fáciles de diferenciar de un gley, sufren pérdidas por lavado, pero éste es débil por ser la permeabilidad baja. Chaparrones abundantes no pueden filtrarse lo suficientemente rápido y provocan encharcamiento del suelo y fenómenos de reducción.

15. Descripción de los suelos en el campo (inventario del perfil)

Igual que las comunidades vegetales, los suelos son también entes naturales. No pueden llevarse al laboratorio sin ninguna modificación; por lo menos el contenido en agua y aire, así como la temperatura y la vida edáfica, son en el laboratorio muy distintos que en el terreno libre. Tampoco puede considerarse con exactitud un suelo a base de una sola muestra.

Sólo puede estudiarse bien un suelo en el campo, con su perfil completo y sus relaciones naturales con los factores edafogénicos.

La descripción de los perfiles es la base de cualquier investigación edafológica. La clasificación de los suelos se basa en la descripción del perfil (véase más arriba), lo mismo que su interpretación genética, su valoración para cualquier fin técnico y también su consideración como lugar de vida para las raíces de la vegetación. Una buena descripción del perfil es condición indispensable para que la toma de muestras para investigaciones especiales tenga sentido. El estudio de muestras insuficientemente definidas tiene sólo un valor limitado, ya que los resultados no son comparables.

La primera tarea en la descripción de un suelo en el campo consiste en la elección del lugar de estudio del perfil. Si debe investigarse el suelo de una comunidad vegetal, se cavará el perfil allí donde la comunidad esté bien representada y donde se haya realizado el inventario sociológico. Naturalmente, este lugar debe localizarse lo más exactamente posible.

Entonces puede cavarse el perfil, que ha de tener por lo menos la extensión de un pedon y debe llegar hasta el horizonte C. El instrumento más adecuado es una azada pesada. La tierra extraída debe separarse lo mejor posible en horizontes y se deposita a un lado.

La verdadera descripción se inicia con la caracterización de los factores edafogenéticos:

Determinación del lugar: denominación del mismo, altitud sobre el nivel del mar, coordenadas.

Roca madre: datos acerca del carácter petrográfico, la situación de los estratos y eventualmente la pertenencia geológica.

Relieve: macro y microrrelieve; inclinación, exposición.

Clima: precipitaciones, temperatura, etc.; particularidades del clima local; datos acerca del tiempo que hacía cuando se realizó la descripción y anteriormente dan su verdadero significado a algunas características del perfil.

Vegetación: comunidad vegetal.

Influencias humanas: modo de aprovechamiento, laboreo, abono, regadío y desagüe.

A continuación se describen los caracteres del perfil, esto es, aquellas características que resultan del perfil considerado en conjunto:

Profundidad del perfil.
Diferenciación en horizontes.
Definición de los límites entre horizontes.
Forma de los límites entre horizontes.
Aire y agua (avenamiento; inundaciones, influencia del agua freática o de la ladera, influencias artificiales).
Erosión (amplitud, tipo).
Acumulación de piedras (magnitud, tipo).
Deslizamientos, reptación.
Animales del suelo (tipo, magnitud de la actividad).

Después de las características del perfil se describen los caracteres de los horizontes, esto es, aquellas características que pueden determinarse en particular para cada horizonte, sin tener que considerar para ello a los demás horizontes.

Granulación (tierra fina y esqueleto).
Contenido en carbonatos.
Contenido en humus y clase de humus.
Estructura (incluyendo la cementación, concreciones, eflorescencias, caracterización del sistema de cavidades).
Permeabilidad al agua.
*p*H.
Color.

Una vez descrito morfológicamente el perfil del suelo se hace un estudio del perfil de las raíces (véase pág. 59).

El suelo no es para las plantas un substrato de composición homogénea, sino que las condiciones son distintas de un horizonte a otro. Las plantas desarrollan la masa principal de sus raíces en los horizontes cuyas condiciones con respecto al suministro de agua, aire y nutrientes son óptimas. En determinadas condiciones las raíces superiores sirven para la captación de nutrientes y las profundas para la del agua del subsuelo. Naturalmente, también interviene la competencia entre las raíces, de modo que puede hablarse de una estratificación, lo mismo que en el espacio aéreo (véase Fig. 39, pág. 59).

Se denomina rizosfera principal la zona del perfil en la que se presentan la mayoría de las raíces y rizosfera secundaria el resto del perfil que esté atravesado por raíces.

La rizosfera principal coincide frecuentemente con el horizonte A_0 (cuando exista) y el A_1.

Según el tamaño de las raíces se distinguen en los bosques las raíces gruesas, con un diámetro superior a 2 mm, y las raíces finas, de diámetro inferior a 2 mm.

La densidad de las raíces se indica por separado para las raíces gruesas y finas, según los horizontes, y se considera sólo las raíces de la tierra fina. El sistema radical es:

muy denso, cuando todo el horizonte está recorrido por las raíces, tan intensamente que se puede arrancar junto con las raíces como si fuera una alfom-



FIG. 268. Símbolos para esquemas de perfiles de suelos (según BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954).

bra (siempre que el suelo no sea demasiado esquelético); por ejemplo, A_0 de un podsol bajo el *Piceetum subalpinum;*

denso, cuando sólo caen algunos terrones del entramado de raíces al tirar de ellas; por ejemplo, el A_1 de una rendzina caliza bajo un *Seslerio-Fagetum;*

medianamente denso, cuando al excavar el perfil el estrato se descompone en partes iguales, de terrones y de agregados de terrones que se mantienen unidos por las raíces; por ejemplo, el A_1 de una parabraunerde bajo un *Querco-Carpinetum aretosum;*

débil, cuando casi no se puede hablar de un entrelazado de raíces; por ejemplo, en el B_t de una parabraunerde bajo un *Querco-Carpinetum aretosum;*

muy débil, cuando sólo hay muy pocas raíces.

GROSSKOPFF (1950), por ejemplo, ha realizado medidas de la cantidad de raíces. Utiliza como medida de la misma en los bosques la intensidad de las raíces finas, esto es, la longitud de las raíces de menos de 2 mm de diámetro por unidad de volumen de suelo y la determinación la realiza en la «superficie intermedia», esto es, en la zona media entre dos árboles contiguos, donde la penetración de las raíces es más regular.

Es conveniente completar la descripción del perfil con un esquema. Para ello se pueden utilizar los siguientes símbolos (Fig. 268). Con una muestra húmeda de cada horizonte se pinta sobre el papel una muestra de los colores.

Interpretación genética. Se intenta indicar la formación de un suelo a través de las características morfológicas y los factores edafogenéticos.

Una interpretación de este tipo se verá muy simplificada y será más fácil cuando se hayan tomado previamente uno o varios suelos, según las circunstancias, como suelos tipo, y entonces basta dar las diferencias con respecto a éstos. Normalmente se toman como suelos tipo los más desarrollados con avenamiento normal de una determinada región.

Interpretación ecológica. Los caracteres morfológicos del perfil de un suelo y la cantidad de raíces que hay en él permiten extraer conclusiones acerca de los caracteres que son fisiológicamente importantes para las plantas, como la profundidad, riqueza de nutrientes, agua, aireación y las posibilidades de fijación.

Clasificación sistemática. En base a las características morfológicas y genéticas se clasifica sistemáticamente a un suelo (véase pág. 439). El perfil de un suelo se podrá clasificar sistemáticamente cuando morfológicamente esté suficientemente descrito y se haya interpretado genéticamente con cuidado.

16. Suelos y comunidades vegetales

A partir de aquí, cuando hablemos de suelos, nos referiremos a objetos naturales tridimensionales, con su perfil, su formación, sus propiedades y su dinámica, tal como se han descrito anteriormente.

Las comunidades vegetales y los suelos se han desarrollado conjuntamente, manteniendo constantemente intercambio recíproco. Por ello, existen entre ambos relaciones estrechas; generalmente no puede distinguirse entre causa y efecto.

Sin embargo, estas relaciones no han de establecerse imprescindiblemente entre las unidades de la sistemática edafológica y fitosociológica, ya que la sistemática edafológica se basa en criterios distintos a los de la sistemática socio-

lógica. Las relaciones pueden no establecerse siquiera entre las comunidades vegetales y las características morfológicas más llamativas del perfil. Se basan en las condiciones fisiológicas que ofrece el suelo a la comunidad vegetal, esto es, nutrientes, agua, aireación y temperatura y las posibilidades de fijación.

Si sólo se consideran las características del suelo con efectos fisiológicos, se podrá decir: los suelos de una comunidad vegetal son equivalentes unos a otros (siempre que las demás condiciones externas, como el clima, sean las mismas).

Si se incluyen junto a éstas las características morfológicas y sistemáticas, se dirá: los suelos de una comunidad vegetal son análogos, esto es, funcionalmente equivalentes (PALLMANN, 1947).

Cuanto más estrechamente se delimite una comunidad, esto es, cuanto más abajo se encuentre en la escala sociológica, más estrechas son sus relaciones con el suelo, esto es, más concuerdan los suelos en que se desarrolle. Un ejemplo de Suiza puede aclarar este aspecto:

Comunidad vegetal:	Suelos:
Fagetalia silvaticae	Suelos endopercolativos (en sentido amplio), órgano-petrógenas u órgano-quimógenas.
Fagion silvaticae	Clima del suelo, sobre todo temperatura, correspondiente al clima montano.
Abieti-Fagetum	Clima del suelo correspondiente al del piso montano medio. Suelos bastante desarrollados.
Abieti-Fagetum festucetosum	Suelos húmicos carbonatados algo húmedos ± empardecidos.

Las comunidades pioneras, de transición y también las permanentes en sentido estricto tienen el mayor valor indicador con respecto al suelo.

En cambio, las comunidades climácicas están más ligadas a un determinado clima, pero menos a suelos determinados. Cuanto más se acerca una comunidad al límite de su región climática, más estrecha se vuelve su unión a un suelo determinado.

El *Quercetum galloprovinciale* se extiende desde Cataluña hasta Liguria sobre suelos muy distintos.

El *Aceri-Fagetum*, por ejemplo, que representa la clímax en el Jura en el piso montano superior sobre caliza, en su límite inferior de distribución se limita sobre todo a los suelos ricos en arcilla, mientras que a la misma altitud el *Abieti-Fagetum* se sitúa en los menos arcillosos (BACH, 1950; MOOR, 1952).

C) Influencia del hombre y los animales (factores antropozoicos)

Las interacciones mutuas entre las plantas entre sí y con respecto al mecanismo social se han tratado en el capítulo acerca de las funciones sociales. Las relaciones entre las comunidades vegetales, el hombre y los animales merecen un capítulo aparte.

La composición actual de la cubierta vegetal de grandes regiones de la Tierra está ya mucho más de lo que se supone bajo el dominio del hombre y los animales.

Junto a la influencia directa se encuentra también la indirecta, a través de la progresiva variación en las condiciones ambientales.

Hombre y vegetación. A lo largo de algunos milenios, el hombre, con sus animales domésticos, ha transformado en tal manera la cubierta vegetal, que ha quedado muy poco de la vegetación primitiva, y esta transformación continua de un modo preocupante con el aumento de la población. Es, por tanto, comprensible que el hombre, junto al clima y al suelo, se haya ido convirtiendo en un factor cada vez más importante en la conformación de las comunidades. La influencia del mundo animal salvaje aparece, por el contrario, de una importancia secundaria en la composición de la cubierta vegetal.

La influencia humana sobre la vegetación es apreciable hasta donde se extiende la vida vegetal superior en dirección a los polos y a las más elevadas cimas de los Alpes. Cuando hoy se habla de vegetación intacta no hay que tomarlo al pie de la letra, puesto que incluso la «selva virgen tropical» es ya sólo un mito según CHEVALIER (1925).

No sólo urge dejar a nuestros descendientes un cuadro del estado natural original, poco o nada influido por el hombre, a través del establecimiento de reservas naturales intactas, sino que también urge la creación de centros de investigación donde puedan estudiarse las leyes biosociológicas inalteradas, válidas para el mundo animal y vegetal (HUXLEY, 1962).

Ya el hombre paleolítico del cuaternario inicial y medio, que tenía muy pocas necesidades, utilizó el fuego con sus herramientas primitivas y favoreció ciertos tipos de vegetación (prado, estepa) a costa de otros (selva virgen). Con la llegada del comercio y el transporte, la agricultura y la ganadería en el neolítico, se inicia la extensa era de las variaciones en la vegetación y las grandes migraciones de plantas bajo la influencia del rey de la creación, y que aún no ha llegado a su fin.

Sobre el factor conformador de la vegetación que más se ha trabajado y escrito es sobre la influencia humana. A ella se refieren innumerables normas de agricultura y silvicultura. Nosotros tenemos que conformarnos con unas pocas indicaciones y remitimos al lector a los tratados de agricultura y silvicultura. Sin embargo, en todo inventario de vegetación siempre hay que considerar el tipo y grado de la influencia humana.

Incendios y sus causas. El compañero más inexorable del hombre en la lucha destructora de la vegetación original es el fuego. Los incendios de herbazales y de bosques pueden provocarse ocasionalmente por rayos, pero éstos son excepciones, por lo menos en los climas fríos y templados.

C. TROLL (1935, pág. 386) intenta mostrar que es probable que el incendio de una sabana debe ser considerado no como una influencia artificial, sino como un factor climático, algo así como la interrupción del desarrollo normal del tiempo meteorológico por un año de sequía. Sin embargo, se debe argumentar en contra, que la existencia de grandes superficies de hierbas secas en las regiones cálidas de la Tierra ha sido en la mayoría de los casos provocada por el hombre y que en lo que respecta a la influencia sobre la vegetación no son decisivos los incendios ocasionales, más o menos casuales, provocados por el rayo, sino los incendios periódicos de la sabana, que se suceden con inexorable regularidad, tal como señalan HUMBERT, PERRIER DE LA BATHIE, LANJOUW, TROCHAIN, LEBRUN, MEYERS, BÉGUÉ y otros muchos.

Más al Norte, donde los incendios de los herbazales no son periódicos, su origen es debido al hombre en el 90% de los casos.

Según una estadística, en 1921 en Francia se quemaron 50 000 ha de bosques, pastos y cultivos, y sólo en cuatro casos se debió a rayos; en 1863 ca-

sos fue intencionada o involuntariamente el hombre quien los provocó. No menos de 1195 casos de incendio se debieron a descuidos y 190 fueron intencionados (PRIOTON, 1945).

Los incendios forestales por rayos son también muy raros en los Alpes. En los alrededores de Innsbruck sólo dos de 207 incendios fueron provocados por rayos; en cambio, en Finlandia, entre 1911 y 1921, de 610 incendios deben haber sido provocados 254 (41,6%) por rayos (GRABHERR, 1934).

Los incendios originados por rayos parecen ser más frecuentes en las regiones secas. Sin embargo, en Arizona del Norte, conocida por la extraordinaria abundancia del rayo, COOPER (1960) no se atreve a decidir si los incendios de herbazales se deben principalmente a los rayos o a los indios.

PHIPPS y GOODIER (1962) incluyen el fuego entre los factores naturales de la región montañosa del sur de Rodesia. Distinguen comunidades expuestas y poco expuestas a los peligros del fuego. Entre estas últimas se cuentan los distintos tipos de bosques siempre verdes y en menor proporción los matorrales de ericáceas. Les protegen las condiciones topográficas o bien la humedad del suelo. Todas las comunidades que no son siempre verdes están expuestas al fuego, sobre todo las praderas de gramíneas. La mayor intensidad del fuego se da en la vegetación herbácea densa y elevada de los suelos profundos.

«Fire climax». Investigaciones en el Parque Nacional Albert del Congo han mostrado que en los intervalos entre los incendios la sabana se mantiene en un estado de equilibrio que puede denominarse «fire climax», según el término americano. La prohibición definitiva de usar el fuego determina el desarrollo normal de la vegetación hacia la clímax.

LEBRUN (1947) describe la influencia del fuego del matorral sobre la vegetación en el corazón de Africa. El fuego tiene poca agresividad contra la selva tropical. Primero deben abrirse brechas y debe talarse el estrato arbóreo. Entonces se inicia el cultivo mediante el fuego periódico, que impide el resurgir del bosque, siempre que se vaya incendiando periódicamente. Al interrrumpirse los incendios vuelve a extenderse el matorral.

GERMAIN (1945) supone que una repoblación forestal adecuada y la prohibición de los incendios podría cambiar considerablemente el aspecto de gran parte de la región del Congo en el lapso de algunos decenios.

PERRIER DE LA BATHIE (1921) y HUMBERT (1927, 1938, 1961) tratan la enorme influencia de los incendios de matorral en Madagascar. La pradera malgache que actualmente cubre cuatro quintas partes de la superficie total de la isla y está compuesta mayoritariamente por hierbas tropicales cosmopolitas, debe su origen exclusivamente a los incendios periódicos de los matorrales. Por ello faltan en ella casi totalmente las especies paleoendémicas delicadas, que no resisten al fuego, mientras que el pastizal seco primitivo respetado por el fuego está compuesto casi exclusivamente por endemismos terciarios.

La vegetación primitiva del Senegal ha sufrido también una transformación total, debido al incendio del matorral (TROCHAIN, 1940).

ADJANOHOUN (1962) acepta también que el fuego es el responsable de la subsistencia de las sabanas bajo un clima tropical. En la Costa de Marfil se provocaron los incendios inicialmente debido a la caza. Una vez que ha desaparecido la caza casi totalmente de la sabana y se ha retirado a la pluviisilva, se continúa incendiando periódicamente la sabana por hábito.

La roturación mediante el fuego en la región centroamericana tropical se realizó ya mucho antes de la llegada de los colonizadores europeos. DONEVAN (1960)

cree que los pinares de las tierras altas de Nicaragua deben considerarse una clímax secundaria que habría sustituido al bosque esclerofilo climácico primitivo, como consecuencia de incendios continuados.

El chaparral esclerofilo de California ha ganado una gran extensión a costa del bosque a causa de los incendios (SHOW y KOTOK, 1924). El bosque de pino de Douglas reinante actualmente en el distrito de Puget Sund debe su predominio, en último término, al fuego y no puede considerarse como bosque climácico.

Influencia de los incendios. Los incendios actúan sobre todo como formadores de las comunidades en las regiones secas.



FIG. 269. Asociación de *Erica scoparia* y *Lavandula stoechas,* facies de *Cistus monspeliensis,* debida al incendio, junto a Montpellier (*Cistus* 5.5). (Foto P. KELLER y BR.-BL.)

En la región mediterránea occidental, las poblaciones casi puras de asfódelos y los matorrales de jaras están determinados por los incendios (véanse BR.-BL. y col, 1936; Fig. 269). Si se está mucho tiempo sin incendios morirán los arbustos de *Cistus* al cabo de diez a quince años y se sustituirán en general por la garriga espinosa de *Quercus coccifera.*

Como los bereberes con sus aperos primitivos no podían con los enormes cedros del Atlas, recurrieron al fuego. Después de la destrucción por un incendio del bosque natural de cedros sigue el matorral de *Cytisus battandieri,* especie endémica de flores doradas (véase BR.-BL. y MAIRE, 1924, pág. 125).

En algunas regiones subtropicales están al orden del día el cultivo por el fuego repetido periódicamente para mejorar los pastizales. La repetición constante del incendio del matorral y del pastoreo favorece en Europa meridional a determinadas comunidades ricas en geófitos y terófitos que han ganado mucho en extensión.

Rumex acetosella, Hypochoeris radicata, Anthoxanthum odoratum y *Aciphylla aurea* introducidas en Nueva Zelanda en lugares recientemente incendia-

dos en la región de la asociación de *Festuca mattewsii-Danthonia rigida* han tenido una expansión masiva muy superior a cualquier otro lugar en la región de esta vegetación de pastizal seco (CONNOR, 1961).

Incendios de pradera repetidos frecuentemente favorecen la erosión del suelo. Los incendios actúan negativamente sobre los suelos muy malos, con poca tierra, muy especialmente en las regiones de transición entre el bosque y la estepa, donde compiten ambos tipos de vegetación por la predominancia. Allí donde la regeneración natural del bosque resulta difícil, es difícil reconstruir el cuadro natural y original del bosque y delimitar la clímax de la estepa y del bosque.



FIG. 270. El matorral de *Cystius battandieri* sustituye al bosque de cedros destruido por el incendio (Atlas medio, 2000 m). (Foto E. HESS.)

PHILLIPS (1931) encontró que las modificaciones físicas y químicas del suelo después de quemar el matorral eran pequeñas (sin embargo, véase pág. 481).

Cultivo por el fuego. Bajo un clima húmedo, donde la regeneración rápida de la cubierta vegetal está siempre asegurada, el incendio repetido y periódico se ha convertido muchas veces en una operación auxiliar conformadora del cultivo. En Finlandia y en todos los países atlánticos se realiza frecuentemente la agricultura del fuego.

HEIKINHEIMO (1915), LINKOLA (1916), KUJALA (1926) y UGGLA (1958) han tratado profundamente la influencia del cultivo por el fuego, tan importante para Finlandia. Está tan extendido desde hace tanto tiempo en Finlandia, que no ha quedado casi ningún lugar donde el suelo no sea demasiado pobre sin estar afectado; la mayoría de los bosques han sido incendiados varias veces (LINKOLA).

Acción ecológica del fuego. UGGLA (1958) ha realizado observaciones ecológicas acerca de los efectos de los incendios y el desarrollo de la vegetación en

antiguas superficies incendiadas en el Parque Nacional de Muddus en la Laponia sueca. Comprobó el aumento de la temperatura hasta 438 °C en la superficie del suelo durante el incendio, pero tan sólo a 3 cm de profundidad era de 26,5°; a 7 cm de profundidad en el suelo alcanzaba sólo a 17°.

Las plantas con estolones subterráneos, como algunos vaccinios, pueden sobrevivir así a incendios no demasiado intensos, mientras que *Arctostaphylos uva-ursi, Calluna* y *Empetrum* mueren. Estas tres especies, igual que *Pinus silvestris*, especies de *Betula* y *Populus tremula* (un árbol que puede madurar anualmente hasta 50 millones de semillas) pertenecen a los primeros nuevos colonizadores arbustivos y arbóreos.

Grandes poblaciones de *Epilobium angustifolium*, nitrófilo indicador de incendios, son las primeras en ocupar las superficies incendiadas en Laponia y Finlandia, así como en algunas otras regiones de la Europa media y de Norteamérica.

La influencia del incendio de las turberas sobre las plantas ha sido considerada por YLI-VAKKURI (1958). La mayoría de las turberas murieron casi totalmente y se introdujo como especie nueva *Ceratodon purpureus* en las superficies incendiadas. La mata menos afectada es *Vaccinium vitis-idaea* y algo más *V. myrtillus*. Por otra parte, *Rubus chamaemorus* se ve favorecido, en cuanto a la competencia por el espacio, gracias al incendio, y se extiende. El abedul pubescente tiene un intenso desarrollo inmediatamente después del incendio.

F. C. COOPER (1960) ha estudiado el significado ecológico del fuego para la vegetación forestal en Arizona y da algunos detalles interesantes. La interrupción de los incendios por el colonizador blanco ha conducido los bosques de *Pinus ponderosa* a una variación sustancial de la densidad de la población y de la composición según las clases de edad de los árboles. Todos los pinos de diámetro superior a los 20 cm sobrevivían sin daños al incendio; los troncos con unos 10 ó 15 cm sobrevivieron en un 84%, mientras que de los de menos de 2,5 cm de diámetro sólo quedó un 18%.

Desencadenamiento de la sucesión por el fuego. A un incendio le sigue siempre una sucesión secundaria, tanto si se destruye totalmente o sólo parcialmente la vegetación primitiva. Esta sucesión se dirige de nuevo hacia la clímax. Las variaciones en la vegetación después de un incendio se han estudiado con detalle en Inglaterra, Finlandia, sur de Francia, Norteamérica y también en otros lugares.

En la zona de landas del dominio atlántico, donde se incendia periódicamente la landa para renovarla y rejuvenecerla, la repoblación no influida por el hombre, ha sido estudiada ejemplarmente por FRITSCH, PARKER y SALISBURY (*New Phytologist*, 1913, 1915). La reaparición de *Calluna* es aquí muy rápida. Una superficie control de 25 pies cuadrados tenía ya 4641 plántulas de *Calluna* (además de 11 513 plántulas de *Erica cinerea*) tan sólo a los dos años y ocho meses después del incendio. La repoblación pasa por seis estadios: el primer estadio está caracterizado por algas (*Cystococcus humicola, Gloeocystis, Trochiscia, Dactylococcus*), a las que se unen el hongo *Ascobolus atrofuscus* y algún retoño de raíz de *Ulex*. En el segundo estadio aparecen musgos (*Ceratodon, Funaria*) y una serie de hierbas graminoides o no (*Aira, Carex pilulifera, Rumex acetosella*, etc.). El tercer estadio incluye las algas del primero junto a *Mesotaenium violascens* y muchos líquenes (*Cladonia delicata, C. furcata, C. pyxidata, C. squamosa*, etc.). Las fanerógamas se multiplican. El cuarto y quinto esta-

dio se caracterizan por el predominio definitivo de la landa con *Calluna, Ulex, Erica,* etc. En la región estudiada (Hindhead Common) sigue como sexto y último estadio la colonización por árboles (*Pinus, Betula, Pirus,* etc.), demostración de que la landa no se manifestaría si no fuese por la labor del hombre. Además de las condiciones de competencia, juegan un papel importante en la regeneración las variaciones del contenido en humus y agua del horizonte superior del suelo. El aumento en el contenido hídrico es paralelo al enriquecimiento en humus. Así, el suelo desnudo de una superficie incendiada contenía un 11,19% de agua después de una lluvia de ocho días, el suelo de la landa de *Calluna* un 31,39% y el de la landa de *Vaccinium myrtillus* cerca del 70% de agua en porcentaje en peso.

Pteridium aquilinum, cuyos rizomas sobreviven al incendio, se vuelve predominante en el hábitat del *Quercion robori-petraeae* en la Europa occidental, así como en otros países, y llega a formar poblaciones continuas casi puras. Tiene un comportamiento semejante en los estados septentrionales de los Estados Unidos e incluso en el bosque de *Acacia heterophylla* de las islas Mascareñas tropicales. Si se incendia este bosque tiene lugar muchas veces un desarrollo masivo de *Pteridium* en tal medida que se impide la renovación de la población arbórea (Rivals, 1952; pág. 88).

Moser (1949), Pirk (1950) y Hintikka (1960) estudian los efectos del incendio sobre la vegetación fúngica. Ebert (1958) describe un *Geopyxidetum carbonariae* como asociación específica de hongos de las superficies incendiadas. Moser distingue entre hongos antracobiontes, que sólo crecen en lugares incendiados, antracófilos, que prefieren lugares incendiados, y antracófobos, que los rehuyen. Entre las especies de hongos más características de los lugares incendiados se encuentran *Pholiota carbonaria, Lyophyllum sphaerosporum, Omphalia maura* y *Coprinus boudieri.*

Braun-Blanquet, lo mismo que Ed. Frey, ha realizado observaciones durante largo tiempo en carboneras abandonadas del Parque Nacional Suizo.

La superficie de una carbonera situada a 1980 m de altitud pasó en dieciocho años del *Cladonietum symphycarpiae* inicial a un césped cerrado. La repoblación de otros lugares incendiados fue más lenta, porque la lixiviación del suelo y el depósito de abundantes restos de carbón influyen desfavorablemente sobre la germinación. Una carbonera de Praspöl (1650 m) abandonada durante mucho tiempo, en 1922 carecía casi por completo de vegetación. Sobre una gran superficie de pedregal calcáreo recubierta de carbón de madera vivían precariamente 30 pinos (*Pinus mugo*), 10 abetos rojos y 3 alerces de altura inferior a la rodilla. Un metro cuadrado presenta en 1922 gran cantidad de *Barbula convoluta* y *Peltigera rufescens.* En 1929 las dos especies se habían retirado de toda la superficie; en su lugar se habían desarrollado predominantemente *Cladonia symphicarpia, C. pyxidata, chlorophaea* y *pocillum.* El número de fanerógamas se había duplicado.

En la investigación siguiente, en 1941, estimó Ed. Frey, en un cuadrado permanente de 9 dm², las siguientes especies:

60%	Cladonia symphycarpia	3%	Leontodon pyrenaicus
35%	Musgos	1	Pinus mugo (23 cm altura)
1%	Cladonia pyxidata pocillum	+	Carex ornithopoda
1%	Cetraria islandica	+	Trifolium pratense

+ Peltigera lepidophora

En el verano de 1956 encontró FREY que el pino negro había alcanzado 83 cm y la superficie de 20 dm^2 a la que hacía sombra contenía:

40% Cladonia symphycarpia	40% Musgos, de los que:
10% Pinocha	25% Ditrichum flexicaule
5% Cladonia pyxidata	12% Tortella tortuosa
5% Peltigera rufescens	3% Brachytecium salebrosum
	+ Bryum caespititium

Al aumentar la sombra, la sucesión tiende manifiestamente hacia el bosque de pino negro rico en *Erica*, el *Mugo-Ericetum* (véase también pág. 561; las superficies permanentes allí estudiadas no son idénticas a las citadas anteriormente).

Daños provocados por el incendio en el bosque. Según LAMPRECHT (1961), el bosque y el suelo se ven afectados de distintos modos por el incendio:

1. La flora y fauna del suelo se destruyen por lo menos en parte.
2. El humus se quema total o parcialmente.
3. En la base del tronco de muchos árboles se provocan daños.
4. La producción de semillas de todas las especies arbóreas se ve dificultada o impedida.
5. La repoblación forestal natural de las superficies abandonadas, primitivamente cultivadas, se ve retrasada o impedida.

Utilidad del incendio. Generalmente se desaconseja, acertadamente, el empleo del fuego como medio para mejorar los pastizales.

Sin embargo, investigaciones de HENSEL (1923) a lo largo de cuatro años en la región de la pradera de Norteamérica muestran que en ciertas condiciones el incendio puede aumentar la productividad. HENSEL segó anualmente dos cuadrados y se impidió el pastoreo en ellos. Sobre la superficie quemada cada primavera, a los cuatro años había aumentado en un 48% el mejor pasto de *Andropogon scoparius*, frente al malo de *Andropogon furcatus;* en cambio, en la superficie no incendiada disminuyó en un 61%. El número de vástagos y el peso seco de las gramíneas y las ciperáceas mostraron durante la investigación las siguientes variaciones:

TABLA 55. *Influencia del incendio de la pradera sobre el crecimiento de la hierba*

Año	Superficie incendiada		Superficie no incendiada	
	Gramíneas y Cárices: número de vástagos	Peso seco del heno (%)	Gramíneas y Cárices: número de vástagos	Peso seco del heno (%)
1918	1561	33,5	811	66,5
1919	2303	47,5	1680	52,5
1920	2268	49,0	2139	51,0
1921	2237	53,0	1934	47,0

ROBOCKER y MILLER (1955; que citan más bibliografía) dan datos de la influencia del fuego sobre la vitalidad de las especies herbáceas en los Great Plains (EE. UU.).

El fuego puede actuar como purificador por exterminio de las malezas desfavorables o plantas perjudiciales, por mejora del pastizal, por elevación de la producción de flores (producción de miel) o de la alimentación del ganado o de animales salvajes y por la eliminación de roedores perjudiciales.

Una mala hierba muy temida del pastizal (*Elymus caput-medusae*), indígena de la región mediterránea, se ha extendido de tal modo en las regiones secas de los EE. UU. que la batalla contra ella se ha convertido en una necesidad apremiante. Major, McKell y Berry (1960) introducen también, entre los medios de lucha, el incendio controlado, temporal y localmente bien determinado.

Hutchinson (1949) expone un ejemplo poco corriente de la utilidad del fuego.

Pinus strobus es atacado por un hongo parásito, que no es transmisible directamente de árbol a árbol, sino que sus esporas parasitan especies de *Ribes*, sobre las que se desarrollan y forman esporas, que pasan entonces a *Pinus strobus*. En este caso, como en el de otras enfermedades de los pinos, el fuego puede ser favorable al eliminar el huésped intermediario de la enfermedad.

Tala. La verdadera utilización del bosque se inició cuando el hombre de los últimos tiempos de la edad de piedra abandonó las cavernas para construir cabañas. Sin embargo, el bosque natural sufrió por primera vez una modificación sustancial con las talas a mata rasa. No sólo se modifican fundamentalmente las condiciones lumínicas por la corta a mata rasa, sino que se abre paso a los vientos y a las precipitaciones, además de que la estructura del suelo sufre modificaciones profundas. Aunque aumente la capacidad de nitrificación, la capacidad aerífera y la permeabilidad del suelo disminuyen. Así, la tala a mata rasa empeora también el suelo, incluso allí donde no hay que temer erosión de las capas superiores del mismo. Los experimentos de Burger acerca de la influencia de la tala a mata rasa sobre el suelo del bosque (1922) son, en este sentido, muy ilustrativos.

En una superficie talada junto a Zürich disminuyó en un tercio la capacidad aerífera del horizonte superior del suelo después de la tala a mata rasa. La permeabilidad de un suelo bueno de hayedo junto a Biel era treinta veces superior que la de un suelo que estuvo durante diez años sin arbolado y se utilizó ocasionalmente como almacén de madera.

Si a la tala se une la destrucción sistemática del sotobosque arbustivo, tal como indica Lapraz (1962) en Cataluña, puede provocarse con las lluvias torrenciales el arrastre de la capa superior de tierra y la destrucción total de la vegetación.

Consecuencia de acciones imprudentes son las terribles inundaciones que han tenido lugar hace poco precisamente en Cataluña y también en otras regiones mediterráneas.

Vegetación de los claros provocados por la corta. Las modificaciones en la vegetación que tienen lugar en los claros provocados por la corta, se han estudiado repetidamente a partir de Sendtner (1854) y Kerner (1863). Tienen lugar con indiscutible regularidad bajo la influencia dominante del factor luz. Dziubaltowski (1918) realizó investigaciones exactas acerca de las etapas de desarrollo florístico en las áreas taladas del bosque de *Quercus robur* y *Carpinus betulus* en Polonia. A una fase con muchos pioneros de carácter ruderal, considerados como «ocasionales», sigue un césped de *Agrostis alba, Deschampsia flexuosa*, etc. Entre el cuarto y el sexto año aparecen *Betula pendula, Salix*

caprea y algunos arbustos (*Genista germanica, G. tinctoria, Cytisus nigricans*). A partir del octavo año disminuyen perceptiblemente las hierbas y arbustos como consecuencia del incremento de sombra provocado por el crecimiento de los árboles jóvenes, hasta que se alcanza el equilibrio del monte alto poco modificado (véase también TREGUBOV, pág. 657).

KOVÁCS (1961) da más detalles de las modificaciones ecológicas que se producen después de la tala a mata rasa. Investigó la actividad biológica, la amonificación y nitrificación del suelo en el *Melico-Fagetum* y en las comunidades dominantes en las áreas taladas de las montañas de Matra (Hungría) entre 900 y 1000 m. El contenido en amoníaco y nitrato en las áreas taladas es generalmente superior, en parte considerablemente superior, al del hayedo.



FIG. 271. *Quercetum cocciferae* y facies de incendio de *Asphodelus cerasifer* del *Brachypodietum ramosi* cerca de Montpellier (arriba, a la derecha, monte bajo de *Quercus ilex*). (Foto JENNY-LIPS y BR.-BL.)

Sus curvas muestran un incremento rápido del nitrato del suelo en diversas asociaciones de los lugares talados.

Las modificaciones en la vegetación debidas al clareo por individuos o en grupos y a la regeneración bajo individuos viejos son menos aparentes que las que produce la tala a mata rasa. Los troncos talables se sacan de la población a intervalos más largos o más cortos, sin que (por lo menos en el clareo por individuos) se modifiquen sustancialmente la luz ni las condiciones del suelo.

Sin embargo, puede tener lugar un cambio en la composición de la cubierta del suelo por preferencia y cuidados dirigidos a ciertas especies arbóreas.

Una tala demasiado frecuente tiene como consecuencia que los árboles más

resistentes a ella alcancen el predominio. De este modo se consiguen montes bajos casi puros de *Quercus robur* y *Carpinus betulus* en el dominio del hayedo en la meseta central suiza. Grandes zonas de la maquia y garriga mediterránea no son más que un monte alto donde predominaba inicialmente *Quercus ilex* (figura 271), degradado hasta un monte bajo o maleza. En los países islámicos desforestados en gran medida, los mausoleos de santones (marabuts) ofrecen posibilidades de mantenimiento para la vegetación primitiva, ya que en sus alrededores los árboles disfrutan de la protección de los creyentes.

La alianza del *Calystegion* rica en *Rubus,* descrita en Albania por I. y V. Kárpáti (1961), es una vegetación específica de tala propia de los Balcanes.



Fig. 272. Bosque secundario en la Costa de Marfil. (Foto Estel.)

La vegetación de tala característica de la Europa media se incluye en la clase *Epilobietea angustifolii.*

La selva tropical secundaria tiene su origen en la corta a mata rasa y también en el fuego subsiguiente. Si las superficies de cultivo se abandonan, se instaura al cabo de unos diez años el bosque secundario con un estrato arbóreo de hasta 25 m formado por árboles de madera blanda y un sotobosque impenetrable (Fig. 272). Los árboles de madera dura de la selva virgen primaria aparecen, por el contrario, mucho más tarde, muy lentamente y pueden pasar siglos hasta que el bosque tropical climácico vuelva a predominar (Robyns, 1938; Lebrun, 1947).

La corta a mata rasa, el incendio y el pastoreo por ovinos tienen como consecuencia en los países mediterráneos el escalonamiento de los estadios de regresión del bosque climácico, a través del matorral de *Quercus coccifera* y de las poblaciones de *Cistus,* o (sobre margas y calizas margosas) del *Rosmarino-Lithospermetum,* el *Aphyllanthion* y el pedregal (Fig. 271).

La clase *Cisto-Lavanduletea,* una vegetación muy marcadamente heliófila, debe en último término su gran extensión actual al uso regular del fuego.

Siega, abonado y regadío. Con la utilización de la hoz y la guadaña en las Edades del Bronce y del Hierro, se inician los cultivos forrajeros y con ellos ganan continuamente en extensión las comunidades de cultivo y semicultivo. La siega actúa sobre la cubierta vegetal de un modo semejante al de un pastoreo moderado. Pero, generalmente, a la siega se une el abonado, el regadío y la siembra. Así se forman los prados de siega antropógenas, que tienen un carácter florístico sorprendentemente uniforme en grandes extensiones. La influencia del abonado sobre la composición florística de dos parcelas vecinas de prado puede observarse en la figura 273. La influencia humana, mantenida constante durante largo tiempo,



FIG. 273. Prado bien abonado (izquierda) y no abonado (derecha) (dominan *Cirsium oleraceum* y *Carices*) en Rangsdorf, Alemania septentrional. (Foto A. ARNDT.)

ha permitido la formación de un tipo de prado de siega muy concordante, rico en especies y, sin embargo, equilibrado en toda la Europa media y gran parte de la occidental: el *Arrhenatherion elatioris.*

Sin embargo, los prados de siega más extensos y exuberantes no se encuentran en los dominios climácicos de los pastizales esteparios, sino en el dominio climácico de los bosques. A la tala y a la roturación les siguió normalmente el pastoreo, y posteriormente la siega, el abonado y el regadío. Con una siega regular se reprime permanentemente la tendencia natural de desarrollo. La guadaña ejerce una selección muy severa y elimina continuamente todas aquellas especies cuyas semillas no maduran antes del primer corte o no cuentan con una capacidad de rebrotar ilimitada.

En el dominio climácico del bosque mediterráneo siempre verde, el regadío abundante, el abonado y la siega han determinado la constitución de prados de siega del tipo *Arrhenatherion,* que dada su constelación de especies se presentan como exclaves medioeuropeos. HAAG (mss.) y DONKER y STEVELINK (1962) los han descrito como *Gaudinio-Arrhenatheretum* (Fig. 274). En ellos el regadío y,

tan sólo en segundo lugar, el abonado juegan un papel decisivo para el rendimiento. Bajo un clima medioeuropeo es más importante el abonado.

Kirste y Walther (1955) realizaron durante quince años un experimento de control de abonado en el *Arrhenatheretum elatioris* del NW de Alemania. El abonado con nitrato amónico cálcico, escorias de Thomas y potasio tuvo como consecuencia la desaparición de sólo cinco especies (9%) de la lista total, mientras que las proporciones de las especies variaron intensamente. Un abonado abundante condujo al predominio de *Arrhenatherum elatius* y al aumento de gramíneas y leguminosas de gran valor, las cuales tienen fuertes exigencias.



Fig. 274. Aspecto vernal del *Arrhenatherion elatioris* (*Gaudinio-Arrhenatheretum*) en la región litoral del sur de Francia. (Foto Br.-Bl. y Keller.)

Arndt (1952) siguió durante doce años las modificaciones producidas por un abonado semejante en el pastizal pobre de *Festuca rubra* en el «monte de *Hieracium pilosella*» en Niederlausitz. Desaparecieron las especies dominantes *Sieglingia decumbens* y *Hieracium pilosella,* así como *Luzula campestris, Rumex acetosella* e *Hypochoeris radicata,* entre otras, mientras que aparecieron *Arrhenatherum elatius* y no pocas especies de *Arrhenatherion.*

Pastoreo dentro de cercados. En la práctica de la praticultura se utiliza muchas veces el pastoreo dentro de cercados para mejorar el pastizal. Todo el pastoreo del piso subalpino del macizo central francés se basa en el vallado. Desde el punto de vista fitosociológico se trata de una lucha constante contra la asociación expansiva de *Genista pilosa* y *Calluna* que tiende a la clímax y que invade y coloniza todos los pastizales secos. Para contrarrestar este empeoramiento del pastizal determinado por el clima se somete periódicamente cada porción de pastizal a un pastoreo de varias semanas; el cercado transportable,

donde pasará la noche el ganado, se sitúa en determinados espacios intermedios (Fig. 275).

En la Europa media, un pastoreo no planificado favorece las hierbas altas del *Onopordetum acanthii* en los lugares de reposo de animales y en la región mediterránea da lugar al *Onopordetum illyrici,* que en medio de las mezquinas garrigas del *Brachypodietum ramosi,* constituye poblaciones de altos cardos, ricas en terófitos, con *Onopordon illyricum, Thyrimnus leucographus, Carduus tenuiflorus, C. pycnocephalus, Galactites tomentosus, Xeranthemum inapertum,* así como especies de *Echium* y *Cynoglossum* no tocadas por el ganado (Braun-Blanquet, 1952).



Fig. 275. Pastoreo en cercados en el dominio climácico del haya en la Auvernia, 1100 m. (Foto Bador.)

El sobreabonado y el pisoteo por el ganado generan las condiciones específicas del hábitat; los cuadrúpedos aseguran la composición florística homogénea de la asociación en extensas regiones.

Las especies del *Onopordetum* están adaptadas en general a la diseminación zoocora o antropocora; ya en tiempos prehistóricos deben haber contribuido los animales salvajes y luego el hombre y el ganado, a la expansión de los *Onopordetea.*

Pastoreo. El pastoreo intenso en primavera reduce *Lolium perenne,* que es la hierba más comida, ya que es la primera que aparece, en favor de *Trifolium repens, que aparece más tarde. El reposo hasta mediados de abril, seguido de* un pastoreo poco intenso, conduce a un aumento excesivo de la especie a costa del *Trifolium repens.*

El equilibrio entre el pastoreo y el crecimiento de la hierba mantiene permanentemente una relación favorable entre *Trifolium repens* y *Lolium;* un pastoreo demasiado intenso perjudica a *Lolium* y *actúa* seleccionando negativamente; aparecen malas hierbas, especialmente *Cirsium arvense.*

Malato-Beliz (1951) ha investigado con modernos métodos fitosociológicos la productividad de los pastizales de *Ornithopus macrorhynchus* y *Anthemis fuscata* del sur de Portugal. Aunque el espectro de formas vitales de la asociación comprenda casi exclusivamente terófitos, se trata de un buen pastizal, que



Fig. 276. Aspecto estival del *Onopordetum illyrici* en un lugar de reposo para ovejas en la garriga de Montpellier. Se distingue *Onopordon illyricum, Cneorum tricoccum* y *Thymus vulgaris.* (Foto Excurs. S.I.G.M.A.)

da una productividad media de 15 214 kg/ha (verde) y 4549 kg/ha (seco). El valor forrajero cualitativo es elevado. El pastizal puede aún mejorarse por un pastoreo vigilado, bien dosificado y por una buena eliminación de las malas hierbas.

Clements y Goldsmith (1924) han realizado investigaciones de la producción de hierba con distintos sistemas de pastoreo en las praderas de Norteamérica. Pesaron durante tres años la hierba producida en áreas de superficie determinada, que estaban sin pastorear o donde pastaba el perrillo de las praderas (*Cynomys gunnisoni zuniensis*), o bien el perrillo de las praderas y el ganado (tabla 56).

Tabla 56. *Influencia del pastoreo sobre el prado* (rendimiento anual en gramos por m²)

Influencia zoobiótica	*Agropyron glaucum*			*Sporobolus cryptandrus*			Cantidad total de hierbas		
	1919	1920	1921	1919	1920	1921	1919	1920	1921
Sin pastoreo	100	117	139	165	33	82	265	150	221
Pastoreo del perrillo de las praderas ...	37	24	23	Trazas	0	0	37	24	23
Pastoreo de ganado y perrillo de las praderas	7	9	7	4	0	6	11	9	13

Una de las gramíneas predominantes (*Agropyron*) soporta normalmente el pastoreo, gracias a los rizomas subterráneos, mientras que *Sporobolus* desaparece casi totalmente. La producción de heno disminuyó a 1/7 ó 1/9 debido al perrillo de las praderas, y por acción simultánea del perrillo de las praderas y del ganado mayor pasó a 1/20 de la productividad de la pradera no pastoreada.

Las superficies investigadas por COTTLE en Texas pusieron en evidencia la influencia favorable de una protección del pastizal de sólo dos años (Fig. 277).

Normalmente el agricultor considera un pastoreo moderado favorable para el crecimiento herbáceo; se abona el suelo, se favorece la diseminación de las semillas y su germinación y se eliminan las plántulas de árboles y arbustos. El habitante de los Alpes supone que los prados alpinos que pasan varios años sucesivos sin ser pastados se llenan de malas hierbas. Hay que oponer a esta

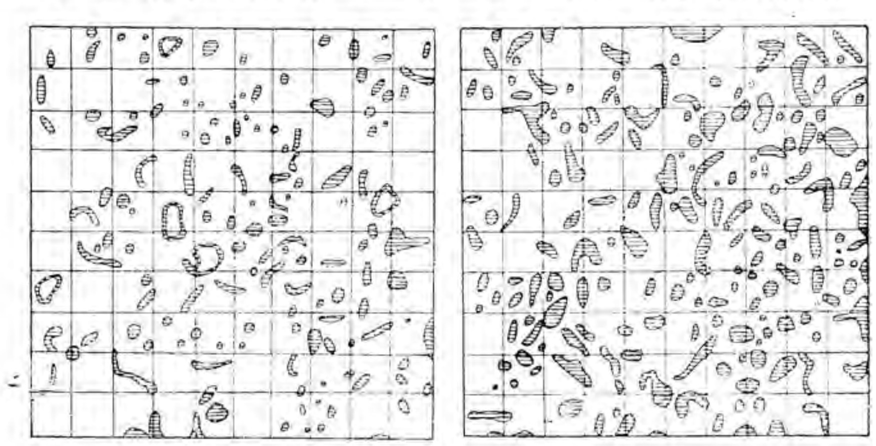


FIG. 277. Cuadrado de *Bouteloua* (Grama-Gras) pastado continuamente (izquierda), y a la derecha, cuadrado excluido del pastoreo durante dos años (según COTTLE, 1931).

concepción antropocéntrica que el pastoreo en todos los casos se opone al desarrollo natural de la vegetación. Retarda o impide la comunidad climácica final; conduce a efectos perjudiciales profundos y —en un caso extremo— a la destrucción de la cubierta vegetal. Como factores desfavorables actúan:

1. Extracción de grandes cantidades de sustancia vegetal.
2. Daños mecánicos en las plantas al comerlas, roerlas, rozarlas o pisotearlas (Fig. 278).
3. Selección de especies por los animales que pastorean. Se perjudican o desaparecen las plantas más buscadas, mientras las despreciadas llegan a predominar.
4. Exclusión de las especies que rehuyen el abonado en los pastizales muy frceuentados y desarrollo de determinadas comunidades nitrófilas (vegetación de los lugares de reposo de animales, véase pág. 266).
5. Influencia directa en la edafogénesis, bien por levantamiento de la tierra fina o por apisonamiento del suelo y modificación del microrrelieve (formación de rellanos y senderos; en lenguaje popular suizo, «Trejen»).

Las cuidadosas investigaciones del Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops en Aberystwych aportan una explicación de la dependencia del

césped respecto al tipo y duración del pastoreo en la Europa occidental. Sobre todo CLEMENTS y colaboradores se han ocupado de la influencia del pastoreo sobre el césped en los Estados Unidos; LUTZ (1930) estudia el pastoreo en el bosque de Pensilvania.



FIG. 278. Acción de los animales sobre *Fagus*. Un pastoreo moderado extiende y mantiene el *Nardetum* en el dominio climácico del hayedo del Aigoual. (Foto UEHLINGER.)

El ritmo del pastoreo se ha de adaptar en primer lugar a la comunidad vegetal de que se trate. El pastoreo continuo por corderos en el piso subalpino de las montañas medioeuropeas conduce fácilmente a un pastizal de *Nardus* poco productivo. En Europa occidental dominan sobre los mejores suelos los pastizales del *Arrhenatherion*, que reaccionan intensamente frente al pastoreo.

M. G. JONES (1934) ha realizado experimentos en este sentido.

TABLA 57. *Influencia del pastoreo sobre un prado de* Arrhenatherion *en Inglaterra*

	Lolium perenne	*Trifolium repens*	Gramíneas malas	*Cirsium arvense*	Especies distintas
a) Población inicial	65	30	—	—	5
b) Pastoreo intenso en primavera	32	62	—	—	6
c) Pastoreo ligero iniciado tan sólo a mediados de abril	81	7	6	—	6
d) Pastoreo siempre óptimo, adaptado al crecimiento de las hierbas	56	34	2	—	8
e) Pastoreo demasiado intenso en invierno y demasiado escaso en verano.	33	41	9	10	7

H. WEINMANN (1948) ha investigado la acción del pastoreo sobre la vegetación herbácea en las altiplanicies del Transvaal. El abonado no impide la influencia desfavorable de un pastoreo intenso sobre el desarrollo y las reservas de hidratos de carbono de los órganos vegetales subterráneos, aunque aumenta, tal como cabe esperar, su contenido en nitrato y ácido fosfórico.

BEADLE (1948) da información acerca de la influencia de un pastoreo excesivo sobre la composición del pastizal en el interior de Nueva Gales del Sur. Daños en la cubierta de hierba hacen que el horizonte superior del suelo, no protegido, sea movedizo y, por último, sea transportado por el viento. El pastoreo excesivo ha provocado de este modo los temidos «scalds» de las regiones secas de Australia, cuyo desarrollo, expansión y modos de combatirlos describe BEADLE. La rizosfera ha sido erosionada por el viento hasta el subsuelo endurecido, y extensas superficies aparecen totalmente desprovistas de plantas.



FIG. 279. Cervunal (pastizal de *Nardus*) en el centro del dominio del haya en el Aigoual, 1250 m, Cevenes meridionales. El pastizal se encuentra en vías de degradación debido a un pastoreo excesivo de ovejas y a la erosión pluvial. (Foto Institut Botanique, Montpellier.)

Debido a un pastoreo excesivo han cambiado totalmente su aspecto y han adquirido muchas veces carácter desértico grandes regiones de Norteamérica, Africa septentrional y meridional, Australia y Asia occidental.

Los tipos de vegetación dominantes en el paisaje de los países mediterráneos y orientales de antiguo cultivo, los tomillares españoles (véase Fig. 280), las garrigas del sur de Francia (Fig. 291) y la phrygana helénica, no son más que tipos convergentes de pastizal. Otorgan el carácter propio a la región mediterránea y se caracterizan por su especial riqueza en labiadas, cistáceas, rutáceas y artemisas aromáticas, en euforbias laticíferas, en cardos y matas espinosas (*Bupleurum spinosum, Poterium spinosum,* especies de *Astragalus, Paliurus,* etc.),

plantas que apenas son tocadas por corderos y cabras. Estas comunidades de escaso valor, determinadas zoobióticamente continúan desgraciadamente su expansión a costa de los exigentes restos forestales (Fig. 280).

Selección de los pastos. Una característica de los países con pastoreo intenso es el favorecimiento de algunos arbustos y el exterminio de otros. Pastizales abandonados a sí mismos en Europa media y meridional muestran la expansión de los *Juniperus*. Predominan: *Juniperus comunis* en las llanuras, *J. nana* y *J. sabina* en las montañas y *J. oxycedrus, J. phoenicea* y *J. thurifera* en la región mediterránea. El enebro común forma en las landas poblaciones



FIG. 280. Tomillares con *Astragalus poterium* y restos raquíticos de la maquia del *Oleo-Ceratonion* en Mallorca. (Foto A. HOFFMANN-GROBÉTY.)

abiertas con aspecto de parque de cipreses, muy decorativo (Fig. 25), o bien forma una maleza densa y baja, sobre todo en los valles cálidos y secos de los Alpes centrales en los Grisones, el Valais y el Tirol. En el Obervinschgau, entre Schlanders y Mals (800 a 1200 m), el paso continuo de cabras ha transformado el bosque de la solana en una maleza desoladora de *Juniperus,* que recuerda mucho el matorral espinoso mediterráneo.

Todas las plantas que no son espinosas o no son laticíferas están expuestas a ser alimento del ganado menor, sobre todo en la región mediterránea. En los pastizales sometidos a un pastoreo intenso los arbustos preferidos por los animales (sobre todo *Rhamnus alaternus*) resultan afectados de tal modo que forman tapices reptantes viejos de muchos años, aplicados al suelo o a las rocas, que recuerdan mucho a los arbustos enanos alpinos. Los matorrales espinosos de *Genista scorpius, Calycotome spinosa, Paliurus spinosa, Rhamnus infectoria,* etc., son de origen zoógena.

Las poblaciones de brecina, genísteas, brezos y tojos le la Europa occidental atlántica alcanzan una enorme extensión bajo la influencia del pastoreo.

El pastoreo intenso conduce a la trivialización de la flora y al empobrecimiento unilateral de la dotación de especies. En medio del bosque climácico se han originado por regresión extensas estepas fitobióticas (Fig. 271).

Pastoreo de herbívoros salvajes. Mientras que la influencia del ganado sobre la cubierta vegetal está en aumento continuo, la de los herbívoros salvajes, excepto en las regiones protegidas, va siendo cada vez menos perceptible, ya que la población salvaje está casi en todas partes en regresión.

Los lugares de reposo de los grandes animales salvajes, como los del ganado, presentan una vegetación exuberante formada por hierbas altas y jugosas,



FIG. 281. *Rhamnus alaternus* y *Phillyrea angustifolia* en la garriga de Montpellier, devorados hasta quedar reducidos a pequeñas matas. (Foto Excurs. S.I.G.M.A.)

sólo semejante a la que crece en lugares ruderales en las cercanías de las habitaciones humanas, en las talas forestales y en el mull rico en nutrientes y humedecido de bosques planifolios mesófilos. En las montañas de Europa los géneros *Rumex, Aconitum, Senecio* y *Cirsium* forman herbazales de la altura de un hombre en los lugares de reposo de los animales salvajes o del ganado; a menor altitud las reemplazan especies de *Chenopodium, Atriplex, Carduus, Onopordon, Cynoglossum* y *Urtica.*

Las estepas y pastizales europeos en épocas prehistóricas debían estar habitados por enormes poblaciones de animales salvajes; así lo indican las brechas terciarias de huesos de Pikermi junto a Atenas, del Mont Lubéron en Provenza y de otros lugares.

Las migraciones de los animales salvajes mayores han conducido a la uniformación florística de la vegetación en sus lugares de reposo. Sólo así puede explicarse la amplia y discontinua distribución de la asociación del *Lappulo-Asperugetum.* Nuestros *Onopordeta* son los ejemplos últimos y desfigurados de antiguos lugares de reunión de animales salvajes (véase pág. 350).

Beals, Cottam y Vogl (1960) han demostrado experimentalmente en los Estados Unidos la influencia de los ciervos sobre la vegetación forestal de algunas islas del lago Michigan. Muestran que la cobertura de *Tsuga canadensis* y *Thuja occidentalis* disminuye al aumentar la intensidad del pastoreo, mientras que aumenta la de *Acer spicatum.* El tejo dominante (*Taxus canadensis*) es elegido como alimento entre todas las demás coníferas; los árboles planifolios son también menos comidos, siempre que *Taxus* sea suficiente.



Fig. 282. Lugar de reposo de animales con *Cirsium spinosissimum* al borde de la nieve en fusión en los Alpes de los Grisones.

Walter (1961) indica la influencia de los grandes animales salvajes en la formación de la cubierta vegetal y señala los daños en el equilibrio biológico natural y los perjuicios que se han provocado al introducir especies animales exóticas en países del otro lado del océano. En Nueva Zelanda se reprodujeron tanto el oposum introducido y el ciervo común (*Cervus elaphus*), que suponen un peligro que hay que combatir por todos los medios, incluso con veneno. El ciervo común acaba especialmente con las plantas jóvenes de *Nothofagus;* perjudica también por el pisoteo y descortezamiento. El oposum se come la mirtácea arbórea *Metrosideros lucida* y termina con ella.

Las manadas de toros semisalvajes de la Camarga, igual que las de antílopes, búfalos o elefantes en Africa central influyen en gran manera sobre el desarrollo de la vegetación. Según Eggeling (1947), las grandes manadas de elefantes de Uganda, la antigua «colonia de los elefantes», impiden la sucesión de las comunidades permanentes de malezas y pastizales determinadas bióticamente hacia la clímax cerrada.

En el Parque Nacional Alberto, en el Congo, la expansión y cantidad de los animales salvajes es en algunos lugares tan grande que muchas especies vegetales nitrófilas penetran en la sabana y van ganando terreno en ella (LEBRUN, 1947, 1960).

Manadas salvajes, de decenas de miles de cabezas, habitan o habitaban hasta hace poco las llanuras pobres en árboles del continente negro. Antes de la penetración del hombre blanco, Norteamérica era el campo de acción de enormes manadas de bisontes. Los ungulados pueden destrozar abundantemente la vegetación. Se levantan grandes polvaredas, por lo que el horizonte superior del suelo se empobrece en tierra fina.



FIG. 283. *Acacietum nefasiae* en el Parque Nacional Alberto en el Congo. Sabana arbolada, pasto de elefantes y búfalos. (Foto LEBRUN, Coll. Inst. Parcs Nat. Congo Belge.)

Conejos. Los conejos provocan daños muy visibles en la vegetación de Europa meridional y occidental, de Australia, Sudáfrica y otros lugares.

ADAMSON (1934) realizó un estudio en la isla de Robben junto a Ciudad el Cabo, que muestra hasta qué punto se transforma la vegetación natural de una isla poco poblada debido a la introducción de conejos asilvestrados. La mayor parte de la flora indígena resultó aniquilada; las comunidades vegetales semejantes a las del continente se han empobrecido extremadamente en especies. En todas partes dominan unas pocas especies no atacadas por el roedor, como son *Anthericum divaricatum, Zantedeschia aethiopica,* o las venenosas *Ornithoglossum glaucum* y *Homeria collina.* Las plantas adventicias ruderales, sobre todo terófitos, se extienden sobre el suelo alterado y entre ellas algunas de nuestras ubiquistas nitrófilas, como *Urtica urens, Polycarpon tetraphyllum, Erodium moschatum, Euphorbia peplus, Anagallis arvensis, Oxalis cernua,* etc.

Lepus alleni y *L. californicus* inhiben el desarrollo de la vegetación en la estepa del sur de Arizona, ya que hacen que la cubierta vegetal se mantenga en estado preclimácico permanente (VORHIES y TAYLOR, 1953).

Los conejos silvestres (*Oryctolagus cuniculus*) han asolado cultivos y terreno inculto en la Europa occidental (véase especialmente WATT, 1957, 1962). A pesar de que su caza sea libre, provocan anualmente en los bosques de Westfalia septentrional pérdidas evaluadas en un millón de marcos (FRANK, 1956).

En el último decenio la mixomatosis hizo que este animal casi desapareciera en algunas partes, de modo que en un coto de caza de 7404 ha en Sologne se cazaron 32 940 individuos en el año 1950/51, mientras que tres años más tarde el número disminuyó a 50 (GIBAN, 1956). Esta disminución fue de una influencia impresionante en Inglaterra y Francia sobre el rendimiento de las cosechas. En el departamento de Seine-et-Marne se elevó el rendimiento de un cultivo de grano de 4 a 36 quintales; sin embargo, el aspecto más notable fue la aparición natural masiva de plántulas de robles y hayas. En los matorrales de los *Prunetalia spinosae* se multiplicaron rápidamente las gramíneas, *Sarothamnus scoparius, Genista pilosa* y *Juniperus communis,* que se hicieron predominantes (MOREL, 1958).

De las cuidadosas investigaciones realizadas en transectos por THOMAS (1960) en Inglaterra pueden deducirse modificaciones semejantes en la vegetación. *Juniperus communis* aumentó el número de individuos, *Crataegus monogyna* y otros arbustos ganaron espacio y el pastizal calcícola del *Bromion* se adornó con las flores coloreadas de *Helianthemum, Primula, Pulsatilla* y orquídeas. Las gramíneas se comportaron de un modo distinto: *Agrostis alba* disminuyó al desaparecer los conejos; *Holcus lanatus* y *Festuca rubra* mostraron primero un incremento y luego volvieron a disminuir.

Faltan datos de que alguna planta de Inglaterra haya sido exterminada por los roedores, pero hay pruebas suficientes del exterminio local de especies (WATT, 1962).

La plaga de conejos se pone especialmente de manifiesto en los Alpes en las regiones secas de loes de los valles internos. Para protegerse de los roedores se queman las hierbas de cuando en cuando. Esto conduce a la expansión de gramíneas densamente fasciculadas, sobre todo especies de *Stipa* (*St. capillata, St. pennata*) en el *Stipo-Koelerietum vallesianae* del bajo Valais (BR.-BL., 1961, página 168).

Arranque y pisoteo. Una forma reprobable de aprovechar la vegetación esteparia consiste en arrancar las gramíneas de tallo duro, los arbustos o las matas, tal como se realiza frecuentemente en las regiones secas pobres en madera.

Las grandes poblaciones de *Lygeum spartum* de la estepa del Ebro suponen una valiosa materia prima para las fábricas de papel de Zaragoza. Los retoños se enrollan alrededor de un palo y se arrancan junto con las raíces, porque, tal como suponen los habitantes del país, la siega no sería suficientemente productiva y dañaría la planta. Arrancarlos es económicamente más favorable, ya que *Lygeum* se paga según el peso. Sin embargo, a través de esta explotación incontrolada las laderas quedan expuestas a un peligro cada vez mayor de degradación del suelo y de la vegetación (BR.-BL. y BOLÒS, 1959). Según GENTILE y BENEDETTO (1961), en Sicilia, donde *Lygeum* es menos frecuente, también es arrancado. A su utilización se refiere la denominación de «materazzo del povero» (colchón del pobre).

Los senderos frecuentemente utilizados en el prado del *Arrhenatherion* de la Europa media están cubiertos por una vegetación cerrada muy pegada al suelo,

donde predominan *Trifolium repens, Plantago major, Juncus compressus,* y menos frecuentemente *Juncus tenuis.* En Europa meridional se unen también *Sclerochloa dura, Coronopus squamatus, Crepis bursifolia* y *Poa infirmis,* resistentes al pisoteo. Estas comunidades pisoteadas («Trittgesellschaften»), reunidas en la clase *Plantaginetea majoris,* encuentran su desarrollo óptimo en los caminos y demás lugares pisoteados con frecuencia moderada.

Laboreo y plantación. Las modificaciones más intensas en la vegetación han tenido lugar a consecuencia de los trabajos de agricultura realizados por el hombre.

Los cultivos ordinarios, viñas, campos de patatas, de cereales y de arroz, los plantíos de hortalizas y frutales, etc., albergan junto a las plantas cultivadas comunidades también muy características de «malas hierbas» con abundantes especies características, que reflejan la ecología específica del hábitat.

Se han desarrollado innumerables asociaciones bien delimitadas acompañantes de los cultivos a lo largo de siglos de actividad humana dirigida en el mismo sentido. Estas asociaciones se distribuyen según el clima, condiciones edáficas y el tipo de laboreo, y muchas veces tienen una estratificación bien marcada y aspectos temporarios muy determinados. Dentro de un mismo sinecosistema muestran entre sí grandes afinidades florísticas y se diferencian claramente por su composición específica de las comunidades naturales y seminaturales.

A. CHEVALIER (en DE MARTONNE, 1925) intentó ya una clasificación general de las comunidades de la Tierra influidas por los cultivos. Más cercanas a la realidad están las descripciones concebidas florísticamente, realizadas desde entonces en muchas regiones de la Tierra.

Comunidades de los cultivos. Las comunidades de malas hierbas de las zonas templadas y cálidas de Europa son las mejor conocidas y estudiadas en su dependencia respecto al hombre, al suelo y al clima.

Se distribuyen principalmente en dos grandes clases, *Secalinetea* (cultivos de cereales) y *Chenopodietea* (huertos y cultivos de verano).

El origen de la mayoría de las comunidades de cultivo europeas es la cuenca del Mediterráneo, que no sólo es el área con mayor riqueza de malas hierbas, sino que también una buena parte de los conjuntos de especies de las comunidades arvenses procede de las asociaciones mediterráneas de terreno inculto. Estas hierbas han alcanzado con los cultivos una muy amplia distribución. A medida que se alejan de su área original están más íntimamente unidas a los cultivos.

Los acompañantes de los cultivos en la Europa media y septentrional podrían haber habitado en su mayor parte en las comunidades de terófitos de tipo estepario del sur y sureste de Europa, desde donde habrían pasado con el hombre a finales del neolítico hacia el norte, en los Alpes hasta el límite del bosque (2000 a 2100 m) y en dirección Sur hasta los palmares del Sáhara (BR.-BL., 1949; QUÉZEL, 1961). Cabe esperar más detalles acerca de esta expansión en base a la investigación prehistórica en relación con la Fitosociología (J. TÜXEN) y sobre todo en el análisis del polen (véase FIRBAS, 1960).

La estrecha región mediterránea del sur de Francia contiene alrededor de 900 malas hierbas, distribuidas en cuatro órdenes, de los *Secalinetea* y *Chenopodietea.*

Sin contar las accidentales, tan sólo a la clase *Secalinetea* le corresponden 140 especies características y acompañantes, y a los tres órdenes *Chenopodietalia, Onopordetalia* y *Paspalo-Heleochloetalia,* en conjunto, unas 390 especies. Si se consideran también las accidentales, el número se triplica.

La flora segetal de Palestina cuenta en varias alianzas con 458 especies obligatorias y facultativas, lo que representa un 20,3% de la flora del país (ZOHARY, 1950).

Frente a esta cifra, el conjunto de toda la vegetación de malas hierbas de Alemania con unas 350 especies ocupa un lugar muy modesto.

Las verdaderas comunidades arvenses alcanzan hasta Fenoscandia septentrional e Islandia; los cultivos hortícolas más extremos, que son los que tienen menos malas hierbas, han alcanzado recientemente Groenlandia occidental, donde se han introducido en el distrito de Julianehaab (61° lat. N.), con patatas, cebollas, cebollino y apio, junto a *Stellaria media, Poa annua* y *Capsella bursa-pastoris* (PORSILD, 1932), así como *Chenopodium album, Polygonum convolvulus, P. heterophyllum, Senecio vulgaris* y *Matricaria inodora.* Las cinco últimas, sin embargo, no llegan a madurar sus semillas.

Queda abierta la discusión de si estas (o algunas de estas) malas hierbas de los huertos llegaron ya con los vikingos a Groenlandia (tal como supone OSTENFELD) —Eric el Rojo desembarcó en 986 en el sur de Groenlandia— o si su introducción, unida a la colonización danesa, no se remonta a más de dos siglos, tal como considera PORSILD (1932) y como parece más probable.

La importancia que corresponde al hombre como diseminador a grandes distancias puede verse en las floras de regiones del otro lado del océano recientemente colonizadas. No menos del 60% de las plantas herbáceas de los Estados Unidos han sido introducidas por el hombre (WESTHOFF, 1958), y la mitad de la flora de Nueva Zelanda procede de tierras exóticas (véase pág. 554).

Los trabajos de ELLENBERG y J. TÜXEN (1958) dan una información especialmente detallada de las comunidades medioeuropeas de malas hierbas.

Muchas de las malas hierbas se han adaptado totalmente a los cultivos, aparecen y desaparecen con ellos y pueden servir como especies características de asociación, alianza u orden (véase el *Prodromus de las comunidades vegetales III*, TÜXEN, 1937, 1953). Incluso algunas pueden deber su origen a determinados cultivos.

Este no es el lugar para profundizar más en las comunidades de cultivos, sobre las que hay una bibliografía muy extensa. Pueden incluirse sin más en el sistema fitosociológico.

Dan información de la calidad del suelo, necesidades de abono, tipo de tratamiento del suelo, peligro de aparición de malas hierbas, sobreexplotación, etc.; no debe olvidarse su estudio racional en las escuelas de Agricultura.

Precisamente en las regiones de ultramar, sobre las tierras de cultivo y yermas, se abre un gran campo de colonización para la vegetación adventicia de gran fuerza expansiva y existe el peligro de que aquí y allá haga retroceder a la vegetación local indígena (véase pág. 481).

Es sorprendente la aparición repetida de malas hierbas de adaptación ecológica semejante a distancias continentales. Citemos algunos ejemplos. OBERDORFER (1960) describe comunidades de malas hierbas de Chile, que son muy semejantes a las europeas.

Según CONARD (1952, pág. 122), en el *Portulacetum* de Iowa se desarrollan seis especies, esto es, dos terceras partes del número total de especies (*Portulaca,*

Oxalis corniculata, Capsella bursa-pastoris, Stellaria media, Malva neglecta, Amaranthus retroflexus), que se pueden encontrar en una comunidad semejante de malas hierbas de la clase *Chenopodietea* en la Europa media y meridional.

BORZA (1959) estudia un *Siegesbeckietum* de China tropical con once especies, de las que siete aparecen también en las comunidades europeas de los *Chenopodietea;* MULLENDERS (1959) reconoce en la región del Congo un *Rudero-Eleusinetum* que incluye junto a *Cynodon dactylon* (dominante) otras malas hierbas medio y sureuropeas, como *Portulaca oleracea, Setaria verticillata, Oxalis corniculata, Sonchus oleraceus* y *Galinsoga parviflora,* que suponen la mitad de las especies.

La regularidad de esta presencia es evidente. Bajo los más distintos climas aparecen juntas las mismas especies en hábitats edáfico-bióticamente semejantes.

Valor indicador de las comunidades de malas hierbas. Debemos a ELLENBERG (1950) importantes investigaciones, enfocadas desde el punto de vista causal, acerca del comportamiento ecológico-fisiológico de las malas hierbas y sus comunidades en el sur de Alemania. Subraya su valor indicador de las cualidades del suelo: «Con ayuda de estos instrumentos biológicos de medida podemos apreciar las condiciones de crecimiento de las plantas cultivadas según un patrón correspondiente a su naturaleza». JES TÜXEN (1958) se ha ocupado sobre todo del valor ecológico de las comunidades hortícolas y arvenses como indicadores del contenido en fosfato, potasio, nitrógeno y humus propio de las unidades sistemáticas inferiores (variantes), que él llama grados. Determinados grados de comunidad pueden utilizarse para datar la historia de la colonización; los distintos grados de edad pueden obtenerse de algunas especies indicadoras. JALAS y HONKALA (1962) han comprobado recientemente el valor indicador de las malas hierbas hortícolas en Finlandia.

El último fin de cualquier influencia humana racional sobre la vegetación es (si prescindimos de objetivos puramente estéticos) modificar, con el menor trabajo posible, los factores del hábitat, de modo que se obtenga el mejor efecto productivo y la mayor producción de masa con garantía de continuidad. Pero sólo podremos acercanos a este fin cuando los agricultores y silvicultores utilicen las enseñanzas de la Fitosociología, la Ecología y la Edafología.

«Incluso en las comunidades artificiales efímeras de los cultivos puede dar resultados positivos la estima de los momentos vitales sociales según los métodos fitosociológicos. Estas son las vías más importantes de utilización de los métodos y los resultados de la Fitosociología en la Agricultura.» (ABOLIN, 1925).

Explotación excesiva. El hombre ha causado daños incalculables a través de medidas de cultivo imprudentes, particularmente en las regiones agrícolas puestas recientemente en explotación. Si se piensa que la erosión sobre el suelo desnudo es cien veces más intensa que sobre un prado natural, podemos darnos cuenta de la extraordinaria influencia que han de tener los aguaceros en el arrastre de la tierra de los campos de cultivo en las regiones subtropicales. Si cada año se planta trigo sobre suelo limoso en Missouri septentrional, con una inclinación de tan sólo un 4% se pierde en ocho años una pulgada del horizonte superior del suelo; de ser la inclinación del 8%, se pierde ya una pulgada en dos años, y en dieciséis años ha desaparecido totalmente el suelo de siete pulgadas de espesor. Una plantación de judías en una ladera con pendiente del 40%

en California perdió, por lo menos, en un solo chaparrón 3 pulgadas de suelo, 500 toneladas por jornal de tierra (Lord, 1938)[1].

Debido a la explotación excesiva, la humanidad ha perdido enormes superficies de terreno que habían sido fructíferas tierras de cultivo.

Formación de nuevas comunidades antropógenas. El desarrollo del comercio y los transportes ha conducido al intercambio intercontinental de la flora, que ha aproximado en este aspecto a las regiones con condiciones climáticas semejantes. Muchas especies de Norteamérica se han implantado en la Europa septentrional y media, y un cierto número de especies sudamericanas lo han hecho en el sur de Europa. En los Estados Unidos y Canadá han tomado carta de naturaleza innumerables plantas europeas.

La «Flore adventice de Montpellier», de Thellung (1912), es la fuente principal para el estudio de las nuevas introducciones en nuestro continente. Se ocupa del conjunto de neófitos que se han introducido en la vegetación del sur de Francia en el último siglo, sin que haya variado, sin embargo, el carácter de la vegetación de la región[2].

Pero si el flujo inmigrante tropieza con una vegetación arcaica, poco dinámica, tal como sucede con ciertas islas aisladas, pueden provocarse modificaciones sustanciales en la vegetación. La arcaica vegetación de Nueva Zelanda, incapaz de adaptarse, soporta mal el asalto de colonizadores expansivos. Las biocenosis neozelandesas se ven asediadas, cuando no eliminadas, por los recién llegados.

En tierra firme los neófitos alcanzan importancia sociológica, sobre todo en las comunidades abiertas, en los pedregales, en el agua, en los bordes de los ríos, en suelos cultivados, etc. Así se originan nuevas relaciones sociales de distinto valor. En comunidades normales se introducen ocasionalmente individuos aislados de especies extrañas, los cuales, según las condiciones, pueden llegar a formar facies o variantes determinadas.

Se pueden formar nuevas asociaciones, siempre que los intrusos expansivos se comporten fielmente respecto al hábitat y, por ello, respecto a la comunidad.

Una asociación bien definida que se ha formado en el último siglo bajo la protección humana en el sur de Francia es el *Diplotaxetum erucoidis*. Con la expansión de las viñas se han desarrollado ciertos neófitos como especies características y han ganado terreno extraordinariamente. *Diplotaxis erucoides* era todavía rara a finales del siglo pasado, y actualmente domina en grandes extensiones el aspecto invernal de la asociación (Fig. 284).

En la región de las islas frisonas septentrionales de Holanda parece que se inicia una nueva comunidad forestal con la expansión de las plantaciones de coníferas. Estas poblaciones artificiales contienen ya actualmente los siguientes representantes de los bosques del *Piceion:*

Listera cordata (muy abundante)	*Lycopodium annotinum*
Goodyera repens	*Ptilium crista-castrensis*
Linnaea borealis	*Plagiothecium undulatum*

Cantharellus aurantiacus

[1] En la región prealpina el Centro Suizo de Investigaciones Forestales estudia desde hace muchos años la precipitación y las pérdidas de suelo bajo las más distintas condiciones externas.

[2] Excluidas las comunidades acuáticas.

Según WESTHOFF (1959) se trata con gran probabilidad del estado inicial de una asociación de neófitos bien definida, que se debe incluir en el *Piceion septentrionale.*

La comunidad débilmente halófila de *Triglochin striatum* e *Hydrocotyle bonariense* de la región litoral del Portugal medio, se forma sin influencia humana aparente. Los neófitos sudamericanos citados se han instalado en las poblaciones de transición entre el *Phragmition* y el *Juncion maritimi,* y se han desarrollado en ellas con tal fuerza que las especies locales pierden vitalidad y se retraen bajo la cubierta foliar de *Hydrocotyle.*



FIG. 284. Aspecto invernal del *Diplotaxetum erucoidis* en la región de viñedos de Montpellier. (Foto T. WRABER, Excurs. S.I.G.M.A.)

De todos modos, se recomienda tener mucho cuidado al establecer asociaciones antropógenas. Si al aparecer cualquier nueva especie (aunque sea fiel a la comunidad) en una comunidad ruderal se quisiese establecer una nueva asociación, ello conduciría a la creación de asociaciones ocasionales e inestables que podrían vivir en un mismo lugar.

La aparición de *Bidens melanocarpus* (*frondosus*), especie característica de una comunidad norteamericana de los bordes de las aguas perteneciente a los *Bidentetea*[1], en comunidades de la misma clase en Alemania septentrional, no justifica aún de ningún modo la creación de una nueva comunidad de los bordes de las aguas. Esto mismo es válido para *Azolla filiculoides* en comunidades del *Lemnion, Ambrosia tenuifolia* en el *Chenopodietum muralis,* etc.

[1] O de una clase muy relacionada con ella sobre limos junto al Missouri. Allí domina junto con *Bidens cernuus* en una comunidad de las acumulaciones de restos orgánicos descrita por HANSON (1918), a la que también pertenecen nuestros *Panicum crus-galli, P. capillare, Setaria glauca* y *Polygonum lapathifolium.*

Su predominio permite, sin duda, la diferenciación de subunidades, pero no basta para sustituir la asociación dominante por otra.

Para que pueda hablarse de una nueva asociación no deben olvidarse dos circunstancias que se han de presentar junto a la aparición de nuevas especies características, con la que va ligada una variación en la combinación característica de especies. La asociación ha de ser homogénea desde el punto de vista florístico y ecológico, y la combinación de especies característica debe sufrir una modificación manifiesta a través de los nuevos intrusos.

Un fenómeno fitosociológicamente importante y reciente de introducción está ligado a los arrozales. Las malas hierbas del arrozal, en su mayoría procedentes del Asia oriental, se cuentan entre los miembros más recientes de la vegetación europea de malas hierbas. Sin embargo —y éste es un caso exclusivo— no se trata sólo de un grupo de especies o de una comunidad de orden inferior, sino que con el arroz ha entrado en Europa desde la Edad Media una nueva clase (*Oryzetea sativae* Miyaw.).

MIYAWAKI (1960) ha descrito hasta ahora cinco asociaciones en el Japón de esta clase extendida mundialmente (*Alismetum canaliculati, A. orientalis, Sagittario-Monochorietum, Blysco-Monochorietum* y *Scirpetum planiculmis*); en Europa se conocen cuatro asociaciones, el *Oryzo-Cyperetum difformis* W. KOCH y el *Ottelio-Najadetum* W. KOCH en la llanura del Po, el *Cypero-Ammanietum coccineae* BOLÒS et MASCLANS en España y Portugal, y el *Typho-Scirpetum mucronati* TALLON en la Camarga. HORVATIC (1950) cita una asociación de Eslavonia. La expansión de las comunidades de malas hierbas del arrozal, que están compuestas principalmente por terófitos, podemos decir que en Europa se ha consumado bajo nuestros ojos. Las comunidades europeas de *Oryzetea* están muy estrechamente ligadas al hombre. Un abandono del cultivo de los arrozales con su ecología particular conduciría a su desaparición inmediata.

Aves y comunidades vegetales. Las aves no favorecen tan sólo la diseminación de las semillas, sino que favorecen y crean también determinadas comunidades «ornitocoprófilas» por el abonado.

El *Ramalinetum capitatae* del Tatra es una comunidad liquénica limitada a los lugares de descanso de las aves, con suelo rico en fósforo (véase pág. 353).

Las comunidades liquénicas ricas en *Xanthoria* alcanzan su desarrollo óptimo en los lugares de reunión de pájaros sobre árboles y riscos en los países septentrionales (DU RIETZ, RÄSÄNEN), así como en los Alpes (FREY, OCHSNER) o en la región mediterránea de Francia meridional.

Los pájaros colaboran en la diseminación hasta muy adentro en el Artico. E. PORSILD (1955) cita la perdiz nival como importante diseminador de semillas, incluso en la región más septentrional del Canadá.

Un ejemplo evidente de la aceleración ornitocora de la sucesión de la vegetación lo constituye el bosquete experimental de la S.I.G.M.A., en Montpellier, no tocado desde hace treinta años; inicialmente era una población de *Pinus pinea* junto a un campo de tenis, y hoy día se trata de un matorral en vías de transformación rápida hacia la clímax bajo un estrato superior de pinos. *Quercus ilex* estaba representado inicialmente por un solo arbusto pequeño, pero en treinta años se ha multiplicado hasta cincuenta ejemplares grandes y se han introducido varios arbustos de *Quercus pubescens;* en el estrato arbustivo, los acompañantes ornitocoros de la encina, *Viburnum tinus, Ruscus aculeatus, Rhamnus alaternus, Phillyrea media, Asparagus acutifolius, Rubia peregrina* y *Lonicera etrusca,* entre otras, han desarrollado una cubierta cerrada. *Carex distachya,*

especie característica del *Quercetum galloprovinciale,* introducida también originariamente por las aves, domina actualmente en el estrato poco denso más cercano al suelo. La población demuestra convincentemente el proceso de desarrollo hacia el *Quercetum galloprovinciale,* con la colaboración de las aves (véase GLAVAC mss.).

PAPY (1956) trata del transporte ornitocoro a lo largo de grandes distancias. Cita algunas aves emigrantes que pueden considerarse como diseminadoras de plantas (por fijación de las semillas a las plumas o a las patas) en islas aisladas en el océano, como Tahití o las islas de la Sociedad. Sin embargo, esta diseminación ocasional de semillas casi no tiene importancia fitosociológica.

a   b

FIG. 285. Desarrollo natural de la vegetación en el parque de la S.I.G.M.A., Montpellier (*a,* foto M. BR.-BL., 1940; *b,* foto L. ILIJANIC, 1963).

Insectos. La multitud de los insectos puede actuar tanto favoreciendo la vegetación —pensemos en su importancia como polinizadores y diseminadores— como desfavorablemente en el ciclo vital del sinecosistema. Poblaciones arbóreas enteras pueden desaparecer totalmente en poco tiempo por estragos ocasionados por las orugas.

KÜHNELT (citado en SCHEERPELTZ-HÖFLER, 1948) ha investigado en los Alpes orientales las relaciones entre las comunidades de insectos y de vegetales. Da listas de insectos limitados en Carintia exclusivamente a los hayedos, a bosques planifolios mixtos ilíricos (*Orneto-Ostryon*), a los bosques de robles y carpe, o a los bosques de picea, o que penetran tan sólo en raras ocasiones en otras comunidades vegetales.

El trabajo de SCHEERPELTZ y HÖFLER (l. c.), digno de consideración, trata de la conexión sociológica de los coleópteros a los pequeños biótopos de las especies fúngicas.

Polinizadores. Como polinizadores, los lepidópteros y ápidos dirigen su vuelo en ciertos momentos a comunidades vegetales muy determinadas, lo que aprovechan los apicultores recorriendo con sus panales las comunidades vegetales suministradoras de miel.

Las mejores áreas productoras de miel coinciden en el suroeste de Europa con determinados estadios regresivos del bosque climácico de *Quercus ilex*. Son comunidades del *Rosmarino-Ericion* las que proporcionan la apreciada «miel de Narbona».



FIG. 286. Extensa garriga del *Rosmarino-Ericion* con restos del *Quercetum ilicis* en Lérida, Cataluña. (Foto CUATRECASAS.)

La garriga del *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum* es fundamental para la producción de miel en la región, mientras que el *Brachypodietum ramosi* es, por el contrario, un mal campo para las abejas.

Una gráfica de RENAUD (1946), basada en nuestras tablas de comunidad, pone de relieve el valor para la producción de miel del *Rosmarino-Lithospermetum*. Si se conoce el proceso de desarrollo de las comunidades puede influirse sobre la sucesión en el sentido de favorecer una comunidad más productora de miel.

El brezo (*Erica carnea*) constituye una parte esencial en la producción de miel en algunos valles alpinos. Un campo de vuelo preferido por las abejas son los representantes de los *Erico-Pinetea* de la región seca centroalpina.

Insectos como diseminadores de semillas. Las investigaciones de P. MÜLLER-SCHNEIDER (1933, 1955) han aclarado también fitosociológicamente la importancia de los insectos como diseminadores.

En unión de R. MOLINIER publicó en 1938 una primera revisión acerca de los medios y las condiciones de diseminación en una serie de comunidades del

sur de Francia. De este estudio resalta que las *hormigas* tienen una especial importancia.

La hormiga *Messor barbarus* es sobre todo un diseminador activo en las asociaciones de tipo estepario del *Therobrachypodion* y del *Brachypodion phoenicoidis*. Se ha demostrado el transporte por *Messor* de semillas hasta más de 50 m y a través de la hormiga roja (*Formica rufa*) a más de 65 m de distancia.

Las hormigas recolectoras en la garriga acarrean a lo largo del verano acúmulos de semillas de varios decímetros de altura, que inmediatamente después de las primeras lluvias autumnales se cubren de una densa cubierta de terófitos. Las especies de *Medicago* deben sobre todo a estos acúmulos de semillas su absoluta predominancia en algunos lugares.

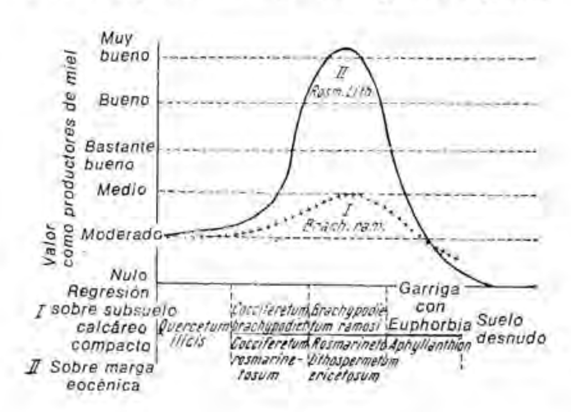


FIG. 287. Valor como productores de miel de las asociaciones de dos series regresivas del bosque de *Quercus ilex* en Montpellier (RENAUD y BR.-BL.).

Termitas. Las hormigas cortadoras de hojas de Sudamérica y las termitas del Africa tropical y subtropical intervienen extraordinariamente en los aconteceres de la vegetación. Según C. TROLL (1961), las islas forestales de la región de las sabanas se deben a las termitas.

Las termitas, que horadan el suelo, lo van trabajando. Forman montículos de 8 a 15 m de diámetro y de 3 a 6 m de alto, distintos edáficamente del limo rojo de los alrededores y cubiertos sin excepción por bosquecillos. La cuestión de si las termitas sitúan preferentemente sus nidos bajo matorrales y bosques porque allí se encuentran bien, o si el bosque se instala secundariamente sobre los montículos de las termitas, tendría su respuesta en esta segunda posibilidad, según TROLL.

Acerca de la actividad de las lombrices y los animales de todo tipo, que mejoran el suelo, se ha dicho ya lo más necesario en el capítulo referente al suelo (pág. 397).

CAPITULO CUARTO

SINECOLOGIA ETOLOGICA

La coincidencia de determinadas especies vegetales en puntos a veces muy alejados se basa, en primer lugar, en la posesión de las mismas exigencias ecológicas.

Las condiciones de la residencia ecológica son la base que explica el crecimiento conjunto de un grupo determinado de especies. La competencia complementa el comportamiento de las especies frente a la residencia ecológica.

Para comprender el mecanismo social es por ello indispensable, además de estudiar los factores del hábitat, atender la función social, regulada en gran parte por la competencia de las especies. Las manifestaciones vitales de los componentes de la comunidad encuentran su expresión colectiva en la función social. En este campo se dan cita la Fisiología, la Autoecología y la Sinecología.

Todavía no es posible dar actualmente una representación comparada de la función, esto es, de la reacción de las especies y las comunidades frente a las condiciones vitales del ambiente; sólo puede tratarse provisionalmente de aclarar en algunos ejemplos las complicadas relaciones de dependencia entre el ambiente y la función social, que muchas veces son mutuas.

Los procesos vitales de las plantas, como transpiración, asimilación, biosíntesis, etc., están más o menos influidos por la acción de la vida en común. Están unidos entre sí por múltiples relaciones de dependencia e influyen por su parte en la vida social común. Está en la naturaleza de las cosas el que estas dependencias no puedan tratarse en el laboratorio, sino que haya que estudiarlas en la misma naturaleza. Su desarrollo está sometido al ritmo climático diario y anual, y la mejor forma para representarlo es mediante curvas.

Los factores de variación periódica del ambiente, sobre todo temperatura, humedad y luz, tienen su expresión más manifiesta en la periodicidad de las plantas. En las comunidades en suspensión en las aguas hay que considerar también las modificaciones temporarias en la composición química de las aguas. El ritmo anual de las manifestaciones vitales de las plantas influye en gran manera en la competencia de las especies por el espacio y el alimento.

A) Periodicidad de las funciones vitales externas

La causa determinante de la periodicidad se encuentra en parte en los cambios estacionales y en parte en las disposiciones internas de la planta. Diels (1918), Scharfetter (1922), Alechin (1926) y Szafer (1927) han señalado

ya, a través de estudios puramente fenológicos, la importancia de alcance general de las manifestaciones rítmicas en la vida social de las plantas.

La periodicidad determina el establecimiento, duración y curso temporario de la competencia. Los procesos reproductores, como floración y maduración del fruto, tienen muy poca importancia frente a la germinación, brotación, formación del vástago, duración del follaje, caída de la hoja y renovación de las raíces (formación de raíces absorbentes). Precisamente, las relaciones de las raíces, que influyen decisivamente en el desarrollo temporario de la vida vegetal superior, son aún insuficientemente conocidas.



FIG. 288. Aspecto estival del *Scilli-Fagetum* (domina *Scilla liliohyacinthus*). (Foto FERGUSSON.)

Para comprender las manifestaciones vitales simultáneas y sucesivas no bastan las observaciones ocasionales, sino que han de ir unidas a los inventarios de vegetación repetidos periódicamente. En cada inventario hay que indicar el estado de desarrollo de las especies.

Para ello se pueden utilizar símbolos especiales, pero generalmente bastan las siguientes abreviaturas:

fol. = planta con hojas	fl. = floreciendo
s. fol. = planta sin hojas	fr. = fructificando
gem. = con yemas	pl. = plántula
ass. = asimilando	

Vernalización. El estudio de la vernalización intenta dilucidar las relaciones causales entre la determinación interna y la periodicidad condicionada por el clima. Para explicar fisiológicamente los ritmos y su fijación más o menos estrecha hay que utilizar los estudios experimentales sobre vernalización, esto es, so-

bre satisfacción de las necesidades de frío, y sobre foto y termoperiodismo y sobre germinación determinada por el calor.

Estos estudios han sido realizados especialmente por PURVIS y GREGORY (1953), MELCHERS (1957), PIRSON y MOYSE (1961), P. CHOUARD y su escuela.

MATHON y STROUN (1960) investigaron las plantas vasculares francesas con respecto a la vernalización y al fotoperiodismo.

De gran importancia fitosociológica es el cambio fotoperiódico en las comunidades de hoja caduca multistratificadas, en las que se suceden unas a otras varias olas de desarrollo de las hojas, de brotación, floración y fructificación.



FIG. 289. Aspecto prevernal del *Brachypodietum ramosi* con *Iris chamaeiris*. (Foto S.I.G.M.A.)

Sucesión de aspectos. Nuestros bosques planifolios, sobre todo las comunidades del *Fagion*, se caracterizan por un marcado aspecto prevernal de geófitos, que se manifiesta antes de que el follaje impida el paso de la luz (Fig. 288). La acción selectiva de la foliación sólo permite la subsistencia de especies cuya brotación se da principalmente antes de la del árbol que produce sombra.

DIELS (1918) diferencia en la Europa media tres tipos de plantas de los bosques planifolios según su ritmo:

1. Un tipo aperiódico (*Asperula, Mercurialis*), que puede crecer ininterrumpidamente sin descanso invernal bajo condiciones favorables.
2. Un tipo con reposo estival absoluto (*Leucojum, Arum*).
3. Un tipo con reposo invernal absoluto, que no se desarrollará hasta la primavera, incluso en condiciones favorables (*Anemone nemorosa, Corydalis cava, Galanthus nivalis*, etc.).

Es interesante comprobar que el tipo aperiódico presenta el mismo ritmo que las plantas tropicales y que las especies que pertenecen a él son de afinidad tropical, mientras que el tipo con reposo estival e inicio de desarrollo en otoño responde al clima mediterráneo e incluye especies que en gran parte tienen también una afinidad mediterránea.

El tercer tipo, con reposo invernal, se desarrolla en consonancia con el clima medioeuropeo y se compone de géneros cuya área principal se da en la región climática eurosiberiana.

La vegetación del prado húmedo del *Molinietum* limítrofe permanece más tiempo en estado de reposo y no alcanza su punto máximo de desarrollo anual hasta finales del verano.



FIG. 290. Aspecto primaveral (vernal) del *Brachypodietum ramosi* (*Asphodelus cerasifer* en floración) en la Gardiole, junto a Montpellier. (Foto S.I.G.M.A.)

Para representar aproximadamente la ocupación periódica de espacio por las especies en las comunidades puede utilizarse el esquema por sectores (véase figura 292). Las fotografías de detalle dan también buenos resultados.

En la garriga mediterránea de *Brachypodium ramosum,* la periodicidad anual depende del desarollo de la curva de pluviosidad. Pueden precipitarse los aspectos prevernal, vernal y preestival; su presentación y duración dependen esencialmente de la intensidad de las precipitaciones primaverales.

Después de las primeras lluvias otoñales se inicia la germinación y con ella los aspectos de fin de otoño y comienzos de invierno.

Cada uno de estos períodos o aspectos corresponde al desarrollo de determinadas especies y grupos de formas vitales (Figs. 289, 290, 291).

El período de manifestación vital mínima en el *Brachypodietum ramosi* no cae en invierno, como sucede en el círculo de comunidades eurosibírico-boreoamericano, sino que lo hace durante la sequía estival, que corresponde también al mínimo anual de especies. Los geófitos se han retraído completamente por

debajo de la superficie del suelo y los terófitos y hemicriptófitos tienen su mínimo.

El desarrollo se inicia con las primeras lluvias de otoño. Brotan los geófitos; muchos terófitos ya han germinado, los hemicriptófitos y caméfitos forman nuevos vástagos foliosos y se inicia el nuevo ciclo anual de la actividad de la vegetación.

En los inviernos suaves los microterófitos ya están en flor en enero (por ejemplo, *Hornungia petraea, Clypeola microcarpa, Erophila verna, Cardamine hirsuta*) y también hay geófitos que abren sus flores como *Gagea foliosa* y



FIG. 291. Aspecto de pleno verano del *Brachypodietum ramosi* en la Gardiole, *Asphodelus* está agostado. (Foto UEHLINGER.)

Romulea. La cobertura del suelo va aumentando lentamente para alcanzar en primavera el máximo de todo el año, con predominio absoluto de los terófitos. Esta época coincide también con la actividad biológica máxima de la comunidad (Fig. 292).

Considerado en conjunto, el *Brachypodietum ramosi* está «insaturado periódicamente», mientras que el *Molinietum mediterraneum* o el *Arrhenatherion* están «saturados periódicamente» y reúnen especies que se suplementan temporariamente.

El *Diplotaxetum erucoidis* de la región de viñedos del sur de Francia ofrece un ejemplo magnífico del desarrollo temporario de las olas de floración (véase figura 284).

El aspecto invernal, un mar de flores de *Diplotaxis erucoides*, oloroso y de color blanco níveo, adorna los viñedos en torno a Montpellier en los inviernos no demasiado fríos. En primavera sigue un aspecto de gramíneas, en el que domina frecuentemente *Lolium rigidum*. El aspecto estival hace desaparecer la

mayoría de las malas hierbas bajo el follaje de la vid, pero inmediatamente después de la vendimia, en otoño, se desarrolla el exuberante aspecto de *Chenopodium album*, con una abundante mezcla de especies de *Amaranthus* y *Setaria*. El geófito rizomatoso *Cynodon dactylon* alcanza una gran extensión si no se trabaja bien el suelo. Casi todas las plantas del *Diplotaxetum* son terófitos, cuyo desarrollo proporciona varios aspectos escalonados en el tiempo. La sucesión fija de su florecimiento está menos influida por el ritmo climático que por la periodicidad, fijada hereditariamente, de la germinación de las semillas.

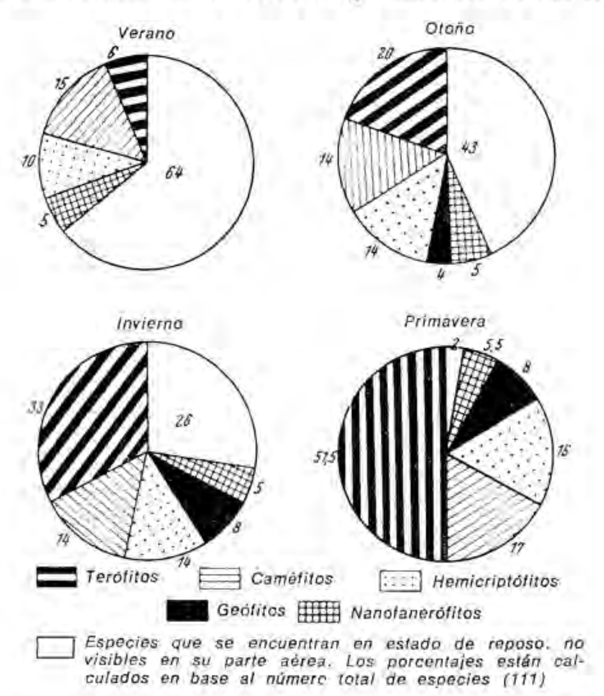


FIG. 292. Modificaciones temporarias en el espectro de formas vitales del *Brachypodietum ramosi* de Montpellier.

En general, puede decirse que la intensidad máxima de la competencia coincide con el estado más elevado del desarrollo de los vástagos de las especies y no con la época de floración.

Formación del vástago y competencia por el espacio. La competencia de los miembros de la comunidad se manifiesta directamente en la formación del vástago y subsiguiente ocupación de espacio; si no hay influencia humana, la vegetación se encamina hacia una utilización máxima del espacio disponible.

El mismo espacio está temporalmente, según las circunstancias, a disposición de dos o más especies que pueden pertenecer a distintos grupos de formas vitales, ya que las necesidades de espacio de una especie pueden estar sometidas a grandes oscilaciones a lo largo del año. El volumen ocupado está también sometido a un cambio periódico, a un ritmo anual.

Existen muchas y antiguas observaciones acerca del curso anual del desarrollo y crecimiento del vástago y caída de la hoja, pero son difíciles de utilizar

para nuestros fines, debido a que se realizaron sin tener en cuenta la pertenencia de las especies a las distintas comunidades.

La germinación, la absorción de nutrientes, la floración y la fructificación no se ven estimuladas o impedidas tan sólo por las condiciones climáticas o del hábitat, sino también por los competidores. Según las condiciones reinantes en un determinado momento, estará favorecida una especie u otra.

Una misma población puede presentar por ello una apariencia muy diferente de un año a otro. Esto es válido, en primer lugar, para ciertas comunidades de criptógamas y de terófitos, que reaccionan mucho más rápidamente y más acentuadamente que las comunidades arbóreas o de caméfitos frente a las condiciones externas locales. La vegetación de las estepas desérticas[1], el *Therobrachypodion* de los países mediterráneos y las comunidades de macromicetes, entre otros, aportan ejemplos en este sentido. Pero también existen condiciones microclimáticas y edáficas, como especialmente las oscilaciones en el nivel del agua, que determinan modificaciones de año en año en el mosaico de comunidades, y como en algunas comunidades del borde de lagos los desplazamientos del nivel pueden ir unidos a cambios en los límites de la asociación.

Numerosas plantas florecen y fructifican únicamente en comunidades determinadas; en otras comunidades, caso de que llegasen a germinar, se retrasarán en el desarrollo y quedan enclenques. Esto concierne sobre todo a las plantas heliófilas a la sombra de árboles y arbustos y, más aún, la mayoría de las plantas de los pastizales xéricos en comunidades de ventisqueros, muchos glicófitos en comunidades halófitas, etc.

En la investigación de una comunidad hay que reconocer qué especies conservan permanentemente su volumen, o que incluso lo aumentan, y cuáles, asediadas por sus competidores, se debilitan y limitan su volumen o incluso lo reducen (modificaciones en la vitalidad). Algunas especies no pasan de la formación del vástago vegetativo en los estratos inferiores de un bosque, pero pueden ahí mantenerse, a pesar de que esté inhibida la floración y la fructificación (por ejemplo, *Hedera* y especies de *Orchis*). Algunas se reproducen vegetativamente y otras dependen de la llegada constante de semillas de comunidades vecinas. Sin embargo, así se dificulta el mantenimiento de su volumen y disminuye su fuerza competitiva.

Medida del crecimiento. Hay que diferenciar entre crecimiento y producción. Investigaciones en este sentido han sido realizadas sobre todo por estudiosos de la silvicultura y de la praticultura.

CAMPELL (mss.) ha descubierto en el Parque Nacional Suizo, a través de muy numerosos sondeos de troncos, relaciones de dependencia sorprendentes entre el crecimiento del leño y las comunidades (asociaciones y subasociaciones del *Pino-Ericion* y del *Rhododendro-Vaccinion*).

Las detenidas medidas del crecimiento realizadas por GRAIKIOTIS en *Pinus halepensis* en distintas comunidades de la garriga de Montpellier (Fig. 293) han conducido a resultados semejantes, si cabe aún más drásticos.

---

1 WALTER (1936) habla de especies efímeras de los años de lluvias, que aparecen en el desierto sudafricano de Namib, después de precipitaciones extraordinariamente intensas, y luego desaparecen durante decenios. En la estepa del Ebro, en la península Ibérica, puede desaparecer también totalmente la vegetación de terófitos en años pobres en lluvias (como en 1949).

La estima de la producción, tal como la realizan los investigadores ingleses, se basa en las medidas del crecimiento de los vástagos aéreos y subterráneos.

KERSHAW (1962) ha investigado con detalle las condiciones de crecimiento de algunas especies en la tundra de *Rhacomitrium* y *Carex bigelowii* de Islandia y de ahí ha deducido la capacidad de desarrollo (performance) de las especies. Se calcula a través del diámetro y el número de las hojas. *Alchemilla alpina* alcanza su desarrollo máximo entre los diez y los catorce años, y después pierde la capacidad de crecimiento. Lo mismo puede decirse para *Carex bigelowii*, que

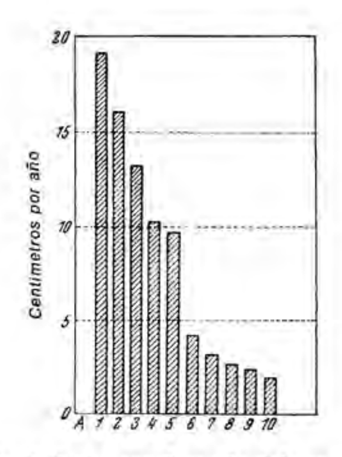




FIG. 293. Crecimiento anual medio (altura en cm, diámetro en mm) de *Pinus halepensis* en algunas asociaciones de la garriga de Montpellier (GRAIKIOTIS mss.).

1 A y B *Cocciferetum rosmarinetosum*
2 A y B *Brachypodietum phoenicoidis* en cultivos abandonados
3 A y B *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum*
4 A y B *Rosm.-Lith. helianthemetosum*
5 A y B *Aphyllantho-Leontodetum villarsii*
6 A *Aphyll.-Leont. villarsii* (Estado de degradación)
  B *Rosm.-Lith. schoenetosum*
7 A *Rosm.-Lith. schoenetosum*
  B *Aphyll.-Leont. villarsii* (Estado de degradación)
8 A *Rosm.-Lith. schoen.* (Estado de degradación)
  B *Rosm.-Lith. ericet.* (Estado de degradación)
9 A *Rosm.-Lith. ericet.* (Estado de degradación)
  B *Rosm.-Lith. schoen.* (Estado de degradación) mezclado con el *Deschampsietum mediae*
10 A *Rosm.-Lith. ericet.* (Estado de degradación) mezclado con el *Deschampsietum mediae*
  B *Rosm.-Lith. ericet.* (Estado de degradación), id.

alcanza el óptimo entre los doce y los catorce años. La disminución de desarrollo a partir de aquí pudo seguirse a través de la formación de los rizomas hasta los veintisiete años, edad máxima demostrable en la planta. ELLENBERG (1939) se ha enfrentado al problema por otro camino. Investigó la producción de hojarasca y la superficie foliar total de los árboles y la producción de materia del estrato herbáceo en algunas asociaciones de planifolios del norte de Alemania.

Resultó que la superficie foliar total de todas las plantas leñosas en las subasociaciones estudiadas del *Querco-Carpinetum* y del *Querco-Betuletum* es de tres veces y media a ocho (nueve) veces mayor que la superficie del suelo según la calidad del mismo; aumenta al disminuir el grado de acidez del suelo.

La masa de hierbas aumenta también al disminuir la acidez del suelo. Ya que en este caso, según ELLENBERG, en primavera hay suficiente agua, debería influir decisivamente la captación de nutrientes (sobre todo nitrógeno) sobre el desarrollo de los geófitos de primavera. Cuanto más nitrógeno haya, más materia orgánica se sintetizará y más frondoso será el desarrollo foliar. El desarrollo en lugares favorables es mucho más rápido que en hábitats pobres, donde algunas especies, como, por ejemplo, *Anemone nemorosa,* continúan vegetando hasta muy adelantado el agosto, mientras que en otros lugares su ciclo anual aéreo se completa en pocas semanas.

A partir de la producción pueden extraerse indirectamente consecuencias acerca del volumen y la fuerza de competencia de las especies.

Productividad. La productividad y su estima son interesantes, sobre todo, para el silvicultor y el praticultor. La variación de la producción hay que considerarla en relación con las condiciones ambientales dominantes; es deseable considerar las influencias de cada factor aislado sobre las deficiencias en la producción. El desarrollo del vástago y la producción son directamente proporcionales.

En las investigaciones de praticultura y silvicultura puede estimarse la productividad por pesada. De la producción aérea y subterránea puede calcularse el rendimiento total de una comunidad si se dispone la tabla de comunidad con las cantidades expresadas en porcentajes.

BOYSEN JENSEN (citado en MÜLLER, 1962) entiende por productividad la cantidad de sustancia orgánica seca formada por la cubierta vegetal sobre una unidad de superficie, y a la que se han restado las pérdidas de materia.

Producción de hierba. LECOQ (1862) y más tarde STEBLER y SCHRÖTER (1892) intentaron medir la productividad en prados. Cortaban a ras de suelo la cubierta vegetal de una superficie delimitada, separaban los vástagos de cada especie y daban el porcentaje en peso de cada especie. O si no, se cavaba un pie cuadrado de la superficie del pastizal y se determinaban los porcentajes aéreos y subterráneos en peso, o bien se contaba el número de brotes de cada especie (véase LECOQ, 1862; STEBLER y SCHRÖTER, 1892; DE VRIES, 1962; NOMOKONOW, 1959).

Es muy importante que las aéreas investigadas sean homogéneas; el valor de estos estudios es aún mayor cuando se refieren a una comunidad determinada. Este es el caso de investigaciones fitosociológicas como la siguiente.

SOROCEANU (1936) resume la producción media de hierba de cuatro subasociaciones de la comunidad de pastizal xérico del *Brachypodietum phoenicoidis* del sur de Francia, medida en el estado de desarrollo máximo del año.

TABLA 58. *Producción de hierba de las subasociaciones del* Brachypodietum phoenicoidis *en Montpellier* (en kilogramos por hectárea)

	Peso fresco	Peso seco
Subasociación típica (media de cuatro localidades)...	16 000 a 18 000 kg	5000 a 7000 kg
Subasociación de *Bromus erectus* (tres localidades)...	10 000 a 12 000 kg	3200 a 4000 kg
Subasociación de *Festuca rubra* (dos localidades) ...	11 500 a 13 400 kg	3300 a 4200 kg
Subasociación de *Stipa capillata* (una localidad) ...	5 000 kg	2300 kg

La producción de las partes de esta comunidad sometidas al pastoreo es dos o tres veces inferior.

El porcentaje en peso de los distintos grupos de especies en la composición del heno mostró una gran concordancia en las tres primeras subasociaciones.

TABLA 59. *Composición del forraje de tres subasociaciones del* Brachypodietum phoenicoidis

		Peso fresco (%)	Peso seco (%)
Gramíneas	subasociación típica	65	72,4
	subasociación de *Bromus erectus*	64	77,3
	subasociación de *Festuca rubra*	60	64,7
Leguminosas	subasociación típica	3	2,2
	subasociación de *Bromus erectus*	8	6,2
	subasociación de *Festuca rubra*	4,5	3,9
Distintas especies	subasociación típica	21	17,3
	subasociación de *Bromus erectus*	19	11,3
	subasociación de *Festuca rubra*	28,5	23,5
Especies accidentales	subasociación típica	11	8,1
	subasociación de *Bromus erectus*	9	5,4
	subasociación de *Festuca rubra*	7	7,8

El volumen puede sustituirse por el peso.

Brachypodium phoenicoides constituye el 55% (masa o peso) del heno fresco del *Brachypodietum phoenicoidis typicum* de Montpellier. Ya que la hectárea de la asociación produce 17 820 kg de hierba, a *Brachypodium* por sí solo le corresponden 17 820×0,55=9800 kg. Esta especie pierde al secarse un 57% de su peso; su producción de heno por hectárea es, por tanto, 4220 kg, o el 62,1%.

Los inventarios fitosociológicos se pueden también aprovechar para determinar el porcentaje en peso de las distintas especies en la producción total.

En una asociación (o subunidad de la misma), cuya tabla ha sido bien elaborada, se siegan algunas superficies (de tres a cuatro) del mismo tamaño, de 5 a 10 m², en su estado de desarrollo máximo y se pesa y seca el heno. De la tabla puede deducirse la importancia de las diferentes especies según su cantidad. De las especies más importantes por su abundancia, se determina entonces su peso seco. SOROCEANU encontró que *Brachypodium phoenicoides* secado daba un 33% de peso seco, *Bromus erectus* un 42%, *Agropyron glaucum* un 49%, *Medicago orbicularis* un 40%, *Centaurea aspera* un 22%, etc.

Con ayuda de los coeficientes del peso seco y utilizando el valor de cobertura puede calcularse el porcentaje en peso de cada especie en la producción de heno y referirlo a una hectárea.

Las producciones en peso de centeno, trigo, avena, patatas y remolacha cultivadas calculadas por WALTHER (1953) se refieren a determinadas asociaciones de malas hierbas del norte de Alemania. La media aritmética de las cosechas es claramente distinta, a pesar de la amplia oscilación de las producciones particulares, y puede tomarse como medida de la capacidad de producción y las comunidades de malas hierbas como indicadores.

SOCHAVA, LIPATOVA y GORSHKOVA (1962) determinaron en primer lugar la producción de cada una de las especies constituyentes en su estudio de la producción de los prados de la cuenca del Amur. Después calcularon el «índice de producción global» de la asociación.

Este trabajo tan arduo puede simplificarse y mejorarse reuniendo las especies en grupos ecológicos en el sentido de ELLENBERG (1954, 1958), lo que permite separar a los constituyentes según sus necesidades ecológicas y su utilidad.

De todos modos, esta agrupación hay que realizarla particularmente para cada región, lo que también es válido para las escalas de especies ordenadas según el contenido de humedad y sal del suelo, cual las realizadas por RAMENSKI (1957) y más tarde por PRIZUKOV (1962).

En el marco de las unidades de vegetación concebidas sociológicamente, los investigadores holandeses dividen las especies de los prados en grupos que reaccionan del mismo modo frente a determinados factores ambientales.

Se expresa en porcentaje de peso seco la cantidad correspondiente a un grupo indicador. Cuanto más se manifieste la influencia de un factor o de una combinación de factores, más aparecerá el grupo de especies que reacciona positivamente al mismo. El porcentaje de estos grupos de especies tiene también, por ello, un significativo valor indicativo de la intensidad de producción de las distintas comunidades.

GORHAM y PEARSALL (1956) intentaron establecer la masa de flores y el peso de los vástagos de *Phragmites communis* en el distrito inglés de los lagos, en su dependencia respecto a las condiciones del suelo. Resultó que la alimentación de sales minerales es decisiva y, aún más, se vio que el desarrollo óptimo de *Phragmites* coincide con la presencia simultánea de *Typha latifolia* y *Scirpus lacustris* en el *Scirpo-Phragmitetum*.

Producción de madera. OVINGTON (1961) da detalles de la producción de los bosques británicos de pino albar. Un pinar, del que por desgracia no indica a qué asociación pertenece, presenta la máxima producción de madera al cabo de veinte a treinta y un años después de su plantación. Durante este lapso de tiempo se produce un promedio anual de aproximadamente 28 860 kg de peso seco por hectárea.

TABLA 60. *Producción y almacenamiento de componentes orgánicos en una plantación de* Pinus silvestris (en 100 kg/ha) (según OVINGTON)

	Años después de la plantación			
	11	20	31	35
Producción de los árboles	309	1189	3484	6829
Producción de los estratos inferiores	1190	1381	1456	1990
Producción total	1499	2570	4940	8819
Peso de los árboles vivos	260	654	1272	1507
Peso de los estratos inferiores	74	3	16	26
Peso de la hojarasca	121	264	315	450
Peso total de la materia orgánica	455	921	1603	1983

El estrato inferior de vegetación está mejor desarrollado en los estadios inicial y final, porque el estrato arbóreo permite más el paso de la luz y favorece la formación de la vegetación más baja. La cuestión es: ¿en qué grado influye la pérdida continua de materia por aprovechamiento en la vegetación forestal y en el suelo?

Tal como han demostrado OVIGTON y MADGWICK (1959), del crecimiento de los abedules puede concluirse una relación bastante constante entre el peso de las raíces y el crecimiento del árbol; en *Betula pendula* y *B. pubescens* la relación es de 1:3 ó 4.

VARESCHI (1951) calcula el desarrollo superficial y de ahí la capacidad de producción de las especies de distintas asociaciones de prados y bosques en los Alpes y en la Venezuela tropical, a través de planimetrías o calcando los nomofilos sobre papel, recortando el papel y pesándolo (para más detalles del método véase el original).

La superficie de los órganos asimiladores de un bosque de abeto rojo, rico en arándanos, se calculó aproximadamente en diez veces la superficie del terreno; incluyendo los musgos, fue de unas 23,5 veces la superficie del suelo. La capacidad de producción semanal se calculó en 568 g/m².

Los valores correspondientes en el bosque de aliso incano son 11 veces para el estrato herbáceo y 260 g, y en el *Salicetum herbaceae*, por encima de los 2600 m, son 1,12 veces la superficie del suelo y 71 g (sin contar los musgos).

Resulta sorprendente el hecho de que el desarrollo en superficie calculado para el estrato arbóreo superior en la selva tropical de la cordillera costera de Venezuela (72 a 78%) coincide prácticamente con el del único estrato arbóreo de los bosques de abeto rojo y de aliso incano en los Alpes (77 a 79%).

Producción de los hongos. Para calcular cuantitativamente la producción de macromicetes en comunidades forestales es imprescindible la pesada. Según HÖFLER (1938), puede estimarse también, por lo menos aproximadamente, el papel relativo de los micelios de las distintas especies en el horizonte superior del suelo, a partir de la masa de los cuerpos fructíferos aéreos.

En comunidades planctónicas se calcula la producción de una especie por el número de individuos por centímetro cúbico de agua, multiplicado por el volumen de un individuo.

Simposio acerca de la producción. La importancia que corresponde a la producción y su comprensión se desprende de los resúmenes redactados por LIETH (1962) de lo que se expuso en el Simposio de la producción de la cubierta vegetal en Hohenheim.

BLISS (l. c.) calcula la producción en las comunidades de pastizales y de tundra hiperbóreas y alpinas. La mayor producción al final del período de vegetación la dieron las comunidades de cárices, 242 g/m² en Abisko y 214 g/m² en Mount Washington (New Hampshire). Por detrás quedaron las producciones de la tundra de Islandia con sólo 3 g/m² y de los ventisqueros con *Carex elynoides* y *Sibbaldia procumbens* en las Medecine Bow Mountains (Wyoming), con 21,3 g/m². Los resultados están de acuerdo con el grado de cobertura y la altura de las especies.

BRAY (1962) realizó unas profundas investigaciones acerca de las relaciones entre el contenido en clorofila y el albedo y la producción en Minnesota, y llegó

a la conclusión de que la cantidad de clorofila de una comunidad puede emplearse como indicador indirecto de la producción.

TRANQUILLINI (1962) encontró que, para una región pequeña, las comunidades vegetales pueden ser buenos indicadores indirectos para determinar la producción, siempre que esté bien estudiada la correlación entre la composición florística y la producción.

Los prácticos sólo suelen considerar como producción, en el campo y en el bosque, la cantidad de órganos aéreos.

No hay que olvidar, sin embargo, que la producción total comprende, además de las que corresponden a las partes aéreas, la de las subterráneas. Para determinar la cantidad de energía se calcinan las plantas secas en un calorímetro.

Producción de materia seca e intensidad de la luz. FILZER (1939) ha investigado por primera vez la dependencia entre la producción de la sustancia seca y la intensidad luminosa en las comunidades vegetales. Señala que las hojas del interior del bosque trabajan con un déficit de anhídrido carbónico más o menos acentuado, sobre todo en tiempos de asimilación intensa. Demostró que el aumento de materia seca es menor durante las horas de intensidad lumínica máxima, por lo que la curva ecológica no es ninguna recta. Según FILZER, la causa de esta disminución se debe a que, a partir de una cierta intensidad lumínica, se añaden a la competencia por la luz una competencia entre las raíces y quizá también por el CO_2, de modo que se afecta la intensidad del rendimiento. No sólo hay que considerar aquí la competencia de los vecinos del estrato considerado, sino también la competencia entre la flora herbácea y los vegetales leñosos, por lo menos en las regiones de luminosidad elevada (FILZER, l. c.; página 157).

La determinación del peso seco de un vegetal forestal típico (*Oxalis acetosella*) dio una marcada curva de óptimo que está claramente relacionada con la luminosidad.

Luminosidad	1/43	1/36	1/31	1/25	1/20	1/15	1/4,5
Producción en peso seco (g) ...	0,02	1,21	4,54	5,55	6,19	4,62	0,44

El aumento paulatino hacia el óptimo está determinado casi totalmente por la luz, ya que casi no es perceptible la competencia.

En un clima árido la producción de las especies y las comunidades está determinada por la humedad del suelo, y en los climas fríos son las condiciones térmicas las que alcanzan una importancia predominante. La profundidad del suelo es el factor decisivo en algunas comunidades. Un ejemplo de la asociación de terófitos del *Onobrychi-Barbuletum* del sur de Francia debe aclarar este aspecto. Con el profesor O. VOLK se tomaron el 29 de abril los inventarios de tres superficies cuadradas, contiguas, de 0,5 m de lado, de la asociación, se recolectaron todas las plantas con su sistema radical, se separaron según las formas vitales y se secaron en el horno[1].

---

[1] El error en el peso seco puede ser como máximo de un 10 a un 20%; las raíces más finas no pudieron tomarse.

Se obtuvieron los siguientes resultados:

TABLA 61

	A. Estadio inicial liquénico (subasociación *fulgensietosum*)		B. Estadio óptimo		C. Estadio final de *Poa bulbosa*	
Profundidad del suelo (media de 15 medidas)	5 cm arenoso-pedregoso		7 cm pedregoso-arenoso		12 a 15 cm pedregoso-arenoso	
Número de especies y porcentaje de cobertura						
Fanerógamas	9	5%	28	100%	38	100%
Musgos y líquenes	9	85%	7	10%	4	5%
Peso seco por metro cuadrado						
Terófitos	38,0 g		57,4 g		146,2 g	
Especies perennes	29,2 g		194,9 g		507,8 g	
Total	8,8 g		252,3 g		654,0 g	

Se trata de tres estadios del desarrollo de una misma asociación, que se interpenetran en forma de mosaico y que sólo pueden distinguirse empleando superficies pequeñas.

Las investigaciones de TAMM (1950) en una comunidad muscinal de *Hylocomium proliferum* y de ELLENBERG en *Pteris aquilina*, en el borde de un claro establecido por corta a mata rasa del *Querco-Betuletum molinietosum*, indican la gran influencia de la iluminación sobre la producción:

Pteris aquilina

Luminosidad relativa (%)	Peso seco (g/m²)
9,3	90
13,8	174
14,1	228
15,6	308
48,1	1006

Las medidas de WATT (1952) dan información acerca del crecimiento y la producción de la haya a distintas intensidades de luz.

Las investigaciones de WAHLEN y GISIGER (1937) tratan de la influencia de las condiciones lumínicas sobre la producción de hierba en las praderas suizas de *Arrhenatherum*.

La producción de heno bajo árboles frutales fue un 29,7% inferior a la del terreno libre contiguo en el primer corte, un 44,4% en el segundo y un 48,8% en el tercero. Naturalmente, la composición química y el valor forrajero del heno también son muy distintos; sin embargo, el valor forrajero de las comunidades puede también calcularse a partir de las tablas de la asociación, siempre que se conozca la composición química de cada especie.

Determinación del volumen. HUGUET DEL VILLAR (1925) ha intentado determinar el volumen en especies arbustivas de la meseta española. Consideraba

TABLA 62. *Crecimiento y formación de las hojas de plántulas de haya de cinco años bajo distintas iluminaciones en el campo* (según WATT)

Intensidad de la luz	Crecimiento total en cuatro años y crecimiento anual medio en mm	Número de hojas por planta	Longitud media de las hojas en mm	Anchura media de las hojas en mm
1/60 de la luz total (suelo cubierto por *Oxalis*)	33,9 (8,5)	3,8	26,5	16,5
1/50 (*Rubus fruticosus* dominando en la cubierta del suelo)	47,9 (12,0)	4,2	35,5	21,3
1/15 a 1/18, en el borde 1/32	72 (18,0)	7,3	37,2	—
Abierto a la luz; luz solar directa ...	353,2 (88,3)	—	—	22,1

como elipsoidal el volumen contenido por la superficie del arbusto y lo determinaba a través de los diámetros horizontales y vertical. Obtuvo un valor de 208 m³ por hectárea para *Salsola vermiculata* y 197 para *Thymus zygis*. El porcentaje de frecuencias (según RAUNKIAER) fue sólo del 7,2% para *Salsola*, mientras que para *Thymus* fue del 55%.

Como determinación parcial del volumen puede tomarse también la medida del volumen del leño estimada por los ingenieros forestales. Según HAUSRATH, *Pinus silvestris*, sobre un suelo medio, da una cantidad de madera de 404 m³ en cien años y de 430 m³ en ciento veinte años, mientras que *Picea abies*, en el mismo tiempo, da 739 y 806 m³, respectivamente.

ALECHIN (1932, pág. 342) intentó determinar el volumen de las plantas de la estepa rusa. Para ello cortaba totalmente la vegetación aérea de una superficie de 0,25 m², ordenaba las plantas según las especies o grupos de especies y las introducía rápidamente en una probeta graduada. El agua desalojada ha de corresponder al volumen buscado.

Espectro floral y polinización. La polinización anemófila es la que predomina en el estrato arbóreo de nuestros bosques. En cambio, las especies de los estratos inferiores presentan tipos de polinización variados.

Sobre todo los himenópteros actúan como polinizadores en el estrato arbustivo del bosque de *Quercus ilex*, mientras los lepidópteros rehúyen los lugares oscuros. Los dípteros se encuentran en el estrato herbáceo; en las escasas ciperáceas de sombra (*Carex distachya, C. halleriana*, etc.) los animales superiores pueden favorecer la polinización a través del roce. También se presenta la autogamia.

W. SZAFER (1927) ha sido el primero que ha incorporado el espectro floral a la caracterización biológica de las asociaciones. Cada asociación tiene su espectro propio. Pero mientras que en las localidades montañosas elevadas de la Europa media basta dar un espectro global para cada comunidad, en las tierras bajas y, más aún, en las regiones secas y cálidas hay que diferenciar varios espectros muy diferentes en el tiempo. El *Inuletum ensifoliae* de la estepa polaca aclara estas diferencias entre las estaciones.

El aspecto estival no se diferencia significativamente del total, en contraposición a los aspectos primaveral y autumnal.

TABLA 63. *Espectro floral del* Inuletum ensifoliae

	Aspecto prevernal	Aspecto estival	Aspecto autumnal
Eutrópicas (adaptadas unilateralmente a los visitantes)	9,1%	36,0%	—
Hemitrópicas (adaptadas de modo plurilateral a los visitantes).	18,2%	36,0%	25,0
Alotrópicas (adaptadas de modo polivalente a los visitantes) ...	45,4	16,5	75,0
Polinización anemófila	27,3	11,5	—

Los espectros biológicos de floración del alto Tatra dan para casi todas las asociaciones un marcado predominio de las flores alotrópicas (flores poliníferas, flores con néctar completamente asequible o parcialmente escondido) (hasta 54,4% en el *Saxifragetum perdurantis,* frente a sólo el 8,7% de polinización anemófila), en cambio, la anemofilia predomina en el *Nardetum* (40,9%).

ZIEMBA (1931) encontró en el *Fagetum carpaticum* de los Cárpatos orientales un máximo de flores eutrópicas (flores polinizadas por abejas y mariposas) en la época prevernal, de flores hemitrópicas (flores con néctar escondido) en primavera y de flores alotrópicas en verano, lo que corresponde al ritmo natural de vegetación de las comunidades. Al aumentar el follaje disminuye la profusión de flores y disminuye también la posibilidad de polinización por insectos.

KORNÁS (1950) da un ejemplo instructivo de las modificaciones temporarias del espectro floral en distintas comunidades de gramíneas y de hierbas no gramínoides de Polonia. El tipo hemitrópico más adaptado a mayor número de visitantes predomina en otoño en todas las asociaciones investigadas.

Formación de las semillas. La producción de frutos y semillas se ha estudiado sobre todo desde el punto de vista forestal.

Los vástagos que salen de la raíz de una encina cortada llevan ya frutos al cabo de unos tres a cinco años, a los seis o siete años ya son capaces de germinar, y a la edad de diez a doce años empieza la producción abundante de bellotas. El *Quercetum ilicis* debe su mantenimiento a este hecho, a pesar de que actualmente está casi exterminado como monte alto y de que allí donde la destrucción no es tan intensa, es aprovechado como monte bajo con un ciclo de quince a veinte años (Fig. 294). Por el contrario, los árboles jóvenes nacidos de semilla fructifican mucho más tarde. El haya se reproduce escasamente por retoños y la vitalidad de los mismos es pequeña. El hayedo no soportaría el tratamiento del *Quercetum ilicis.* La fructificación en él no se inicia hasta los sesenta a ochenta años (MATHIEU, Fl. Florest.) y, en el caso más favorable, da una buena producción de semillas sólo cada quinto o sexto año.

Producción de semillas. SÖYRINKI (1939) ha intentado relacionar la producción de semillas de algunas comunidades de Laponia con el número de plántulas allí observadas.

De su trabajo, tan importante para el conocimiento de la multiplicación vegetativa y generativa de las fanerógamas de Laponia, hemos tomado los datos relacionados más adelante (véase tabla 65, pág. 508).

Extensas, múltiples y largas investigaciones acerca de la multiplicación generativa y vegetativa de las fanerógamas en la vegetación forestal, de pradera arbolada y de las rocas en la costa septentrional del golfo de Finlandia, condujeron a PERTTULA (1941) a las siguientes conclusiones:

«Cada comunidad vegetal no sólo posee caracteres específicos de fertilidad, formación de frutos y semillas, así como de germinación de las semillas, debido a su particular composición de especies, sino que también está caracterizada por una población de plántulas cualitativa y cuantitativamente bien determinada, por una conservación específica de las plántulas, por una capacidad de reproducción vegetativa y por unas condiciones de regeneración totalmente particulares.»

Desde el punto de vista forestal, se han desarrollado profundas investigaciones acerca de la regeneración en distintas asociaciones forestales. AUER (1949),



FIG. 294. Monte bajo del *Quercetum ilicis* en St. Guilhem-le-Désert. (Foto P. MEYER.)

que ha investigado la regeneración del alerce en la alta Engadina, pudo demostrar que las mejores condiciones para la germinación y desarrollo de *Larix decidua* coinciden con un determinado estadio inicial del desarrollo de la asociación del *Rhododendro-Vaccinietum* (Fig. 295).

Donde mejor germina *Pinus halepensis* en el sur de Francia es en el *Rosmarino-Lithospermetum* y comunidades afines.

Las comunidades forestales cerradas son siempre pobres en plántulas. Pero tan pronto como se forma un claro en el estrato arbóreo, por tala o acción del viento, etc., aumenta rápidamente el número de plántulas.

El bosque cerrado de pino negro, rico en brezo (*Mugo-Ericetum*) no es propicio para la regeneración del pino negro; sin embargo, en claros naturales se pueden contar hasta 300 plántulas de varios años de *Pinus mugo* en una superficie de 100 m^2.

El momento en que madura la semilla es importante para la germinación.

Las bellotas de *Quercus ilex* maduran en otoño, durante y después de las precipitaciones máximas del año. Caen al suelo humedecido, favorable para la germinación; el porcentaje de germinación de las bellotas es tanto mayor cuanto más lluvias haya captado el suelo. Las plántulas ya están lo bastante fortalecidas en la siguiente época seca estival.



FIG. 295. Etapa inicial abierta del *Rhododendro-Vaccinietum* con regeneración de alerce. (Foto FEUERSTEIN.)

Renovación de la comunidad (regeneración). La regeneración de los componentes individuales es una condición para que la comunidad vegetal que se encuentra en equilibrio con los factores externos pueda mantenerse.

En el marco de las comunidades vegetales no se da una estabilidad total, ya que «todo fluye». Incluso en las comunidades climácicas los individuos de mal crecimiento, dañados o viejos, son reemplazados por otros vigorosos, por lo que las especies modifican frecuentemente la localización de sus raíces, a veces ganando terreno y a veces perdiéndolo (véase pág. 593).

Las plantas viejas, ya enraizadas, tienen ventaja frente a las recién germinadas en las comunidades densas y cerradas. Igualmente las de vida larga aven-

tajan a las de vida corta, por lo que dichas comunidades son relativamente estables.

BOGDANOWSKAÏA-GUIHÉNEUF (1929) ya lo ha indicado. En las comunidades de prados de los alrededores de Moscú, que ella estudió, germinaban muy pocas especies de origen exterior. El número de plántulas pareció permanecer constante de un año a otro dentro de la misma comunidad.

CAPPELLETTI (1962) plantó especies extrañas en comunidades estabilizadas en los alrededores de Padua y obtuvo resultados negativos semejantes (véase también pág. 544).

TAMM (1948) ha intentado estimar la capacidad de regeneración de las especies de una comunidad con ayuda de cuadrados permanentes. Como medida, consideraba el número de plantas muertas por año que eran sustituidas por plántulas o retoños.

Las comunidades que todavía no han alcanzado el estadio final climáticamente posible, están frecuentemente sometidas a un cambio considerable, frecuentemente mensurable con cuadrados permanentes (véase pág. 559). El mosaico de las comunidades ruderales puede variar ya sensiblemente de un período de vegetación a otro.

Formación de las comunidades. Se sabe poco de la formación de las actuales comunidades vegetales, la primera reunión de especies adaptadas, que se favorecen mutuamente o, por lo menos, se soportan con necesidades semejantes en el hábitat. Lo más fácil es estudiar el problema de la constitución de las comunidades ruderales y de malas hierbas, que no datan de muy antiguo.

Las malas hierbas introducidas con las plantas de los cultivos encuentran en ellas las posibilidades vitales favorables correspondientes. La competencia decide su vitalidad y desarrollo conjunto en el hábitat. Bajo estas condiciones se han formado las comunidades de los *Secalinetea* de los países nórdicos y de los Alpes, y se han instalado ciertas comunidades de los *Chenopodietea*, sin una ayuda directa del hombre, en los bordes de las calzadas y en los lugares ruderales (véase también pág. 253).

La causa de la formación de comunidades secundarias sustituyentes, actualmente tan extendidas, se halla en las modificaciones de las condiciones naturales de vegetación provocadas por el hombre.

Las comunidades climácicas y las comunidades permanentes edáficas se han desarrollado lentamente bajo la influencia de las modificaciones climáticas y sin la inferencia humana.

Biología de la germinación. Se sabe más de la regeneración de las comunidades que de su formación.

En la germinación ya se pone en juego la acción selectiva de la residencia ecológica de la comunidad. En cada comunidad no alterada sólo pueden germinar unas especies determinadas (véase pág. 539).

HUNZIKER (1952) encontró en distintas comunidades forestales suizas un porcentaje superior de germinación sobre suelos desnudos frente a los suelos habitados. De aquí concluyó que la competencia de la flora del suelo tiene como consecuencia una disminución de la germinación.

Sin embargo, esta consecuencia no puede generalizarse. En según qué condiciones, la vegetación del suelo protege a las plántulas y favorece su desarrollo. En el *Rosmarino-Lithospermetum* del sur de Francia, las plántulas se mantienen casi exclusivamente en los lugares con hierbas y arbustos y rehúyen los

claros. Las plántulas que se encuentran en estos últimos son generalmente de especies que no pertenecen a la asociación, llevadas por el viento, mientras que las que germinan bajo la protección de la vegetación son en un 90% especies características y acompañantes importantes del *Rosmarino-Lithospermetum*.

Llama la atención el modo en que las comunidades estabilizadas se oponen a los intrusos que no pertenecen a ellas, y como éstos se desarrollan débilmente, caso de que puedan llegar a la germinación. En la mayoría de las asociaciones investigadas (sin contar las antropozoicamente más influidas) prácticamente sólo germinan las especies que podemos llamar propias de la comunidad, sobre todo las del grupo de especies característico. De este modo se garantiza el autorrejuvenecimiento de estas comunidades.

El cembro, nuestro árbol de alta montaña más valioso, encuentra sus condiciones óptimas de germinación en el bosque de *Pinus mugo* rico en musgos (*Mugo-Ericetum hylocomietosum*), y en el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*.

En el bosque bien desarrollado de *Quercus ilex* (*Quercetum galloprovinciale*) germinan bien *Quercus ilex* y las especies características y acompañantes de la asociación y se desarrollan óptimamente; pueden contarse hasta 200 plántulas de encina en 1 m². El suelo, el microclima y la comunidad favorecen su desarrollo. El árbol llega también a la germinación, aunque en menor abundancia, en el *Quercetum cocciferae* y en los estadios finales del *Rosmarino-Lithospermetum*, especialmente allí donde se entremezcla *Pinus halepensis*. En cambio, en otros lugares, las encinas que han germinado tienen malas perspectivas para desarrollarse (véase BR.-BL., 1936, pág. 71 a 75). TOMASELLI (1948) informa de la regeneración de especies en las asociaciones del *Aphyllanthion*.

Experimentos realizados durante decenios, en los que se intentaba sembrar especies anuales de la alianza del *Therobrachypodion* en las asociaciones contiguas del *Aphyllanthion* y del *Rosmarino-Ericion* dieron resultados totalmente negativos (véase pág. 508).

Sin embargo, dichas especies se desarrollan tan pronto como se haya mullido artificialmente el suelo. Si en la población se encuentra un hormiguero o túneles de conejos, aparecen inmediatamente numerosas plantas anuales; la ausencia parece deberse, por tanto, en primer lugar a las condiciones físicas del suelo.

GRZESIUK (1962) trata la dependencia del desarrollo y el comportamiento fisiológico de las plantas con respecto a la maduración de la semilla de la planta madre.

Recuento de plántulas. La mejor manera de investigar las plántulas consiste en delimitar cuadrados de tamaños distintos y apuntar por separado las plántulas de un año y las de más de un año (pág. 509).

Si se trata del recuento de plántulas de vegetales leñosos (por ejemplo, en bosques), lo mejor es escoger superficies de 100 m², para que puedan ser comparables. En las comunidades de pastizales se recomiendan las superficies de 1/2 a 1 m². Si no puede determinarse la especie a la que pertenecen las plántulas, sí debiera conocerse por lo menos el nombre genérico o de la familia. Es muy importante que en la superficie tomada como muestra la comunidad que se investiga presente un buen desarrollo.

En las comunidades de pastizales muy ricas en plántulas se delimitan cuadrados pequeños de 0,25 ó 0,1 m², se recortan al tamaño apropiado, se separan y se cuentan las plántulas.

En las comunidades abiertas puede calcularse también el coeficiente de plántulas introducido por LINKOLA. Resulta de la relación entre el número de plántulas y el de vástagos aéreos fértiles. En las especies cuyos vástagos son difíciles de delimitar (*Dryas, Salix herbacea,* etc.), pueden contarse los vástagos florales o fructíferos como tallos.

Germinación de las semillas en la tierra baja de la Europa media. SIMEON (1928) ha realizado investigaciones acerca de la formación de las semillas y su capacidad de germinación en las comunidades de pradera suizas. Los experimentos de germinación en el Instituto Suizo de Investigaciones Agrícolas dieron excelentes resultados para las hierbas más importantes del *Arrhenatheretum,* con excepción de *Arrhenatherum.*

TABLA 64. *Resultados de la germinación en el* Arrhenatheretum *de Lucerna, a 500 m*

	Capacidad germinativa en %		Capacidad germinativa en %
Arrhenatherum elatius	38,5	*Festuca pratensis*	82,3
Anthoxanthum adoratum	70,4	*Festuca rubra*	82,8
Dactylis glomerata	72,5	*Lolium perenne*	83,7
Holcus lanatus	81,5	*Poa trivialis*	90,7
En el *Mesobromion* de LENZ (1350 m) germinaron:			
Cynosurus cristatus	21,5	*Bromus erectus*	79,5
Koeleria cristata	33,3	*Dactylis glomerata*	86,4
Brachypodium pinnatum	51,2	*Poa pratensis*	87,1
Festuca rubra	64,0	*Festuca ovina*	92,9
Las que mejor germinaron en el *Arrhenatheretum,* junto a las gramíneas, fueron:			
Rumex acetosa	con 60 %	*Chrysanthemum leucanthemum*	con 86,8%
Trifolium pratense	con 72,2%	*Plantago lanceolata*	con 92,7%
Glechoma hederacea	con 96,7%		

Las gramíneas dieron por término medio mejores resultados de germinación que los representantes de las demás familias, con la única excepción de *Arabidopsis thaliana* anual (94,3%). Las ciperáceas no germinaban o lo hacían muy mal.

KRAUSE (1950) encontró en experimentos de germinación en comunidades de pastizales de la región seca de la Alemania central que incluso las semillas de los xerófitos relictuales raros, como *Astragalus exscapus, A. danicus, Helianthemum apenninum* y *Seseli hippomarathurm,* entre otros, crecían bien, incluso cuando no podía demostrarse una relación clara entre capacidad de germinación de las semillas y capacidad de regeneración de las comunidades en la región de Unstrut. Muchas especies, que en la actualidad no son capaces de aumentar sus colonias, tenían semillas de gran poder germinativo. Esta conclusión no se basa en resultados casuales, ya que en la mayoría de las especies se realizaron varios experimentos de germinación y en algún caso se repitió hasta doce veces en distintos años, con material de distintos lugares. En *Astra-*

galus exscapus, por ejemplo, ocho muestras de tres años distintos dieron un valor medio de 84%, con una desviación media de sólo un 5%. *Seseli hippomarathrum, Stipa capillata, Hypericum elegans, Helianthemum canum* y *H. apenninum* dieron resultados del mismo orden de magnitud. La poca capacidad de expansión de muchas plantas relictuales del centro de Alemania no se debe explicar, por tanto, por una baja producción de semillas, sino por las condiciones de competencia. Es evidente que la accesibilidad (según HEIMANS) de las comunidades cerradas dominantes es muy baja para estas especies.

Germinación de las semillas en Europa septentrional. K. LINKOLA y sus discípulos realizaron recuentos precisos de plántulas en las comunidades de prados finlandesas.

El metro cuadrado de distintas poblaciones contenía, por término medio, el siguiente número de plántulas:

Población de *Deschampsia flexuosa, Knautia* y *Antennaria*	192 plántulas
Población de *Deschampsia flexuosa, Trollius* y *Nardus*	495 plántulas
Población de *Agrostis tenuis, Alchemilla* y *Trollius* (1922)	4750 plántulas
Población de *Agrostis tenuis, Alchemilla* y *Trollius* (1929)	4860 plántulas
Turbera baja de *Carex fusca* y *Amblystegium*	56 plántulas

La riqueza de plántulas del prado de *Agrostis* es enorme.

SÖYRINKI (1939, 1940) siguió el crecimiento generativo y vegetativo en comunidades vegetales de las montañas de Laponia. Comprobó la conclusión de LINKOLA, según la cual cada comunidad vegetal posee su número de plántulas propio, que normalmente varía relativamente poco en las asociaciones muy semejantes, pero que presenta tanto las variaciones cualitativas como cuantitativas correspondientes, al variar la composición de la vegetación.

Se encontró el número mayor de plántulas en los prados de megaforbios y el número menor en las landas de líquenes y ventisqueros. Las landas de líquenes y los ventisqueros del *Salicion herbaceae* son también los que presentan menos

TABLA 65. *Producción de semillas y número de plántulas en algunas comunidades de Petsamo* (*Laponia*) (según SÖYRINKI)

Comunidad vegetal	Número de semillas en 1 m²	Porcentaje de plántulas (relación de plántulas respecto al número de semillas)	Relación del número de semillas respecto al de plántulas
Landa de *Cetraria nivalis*	200	(< 0,3)	(< 400: 1)
Landa de *Dryas*	4 400	0,6	157: 1
Prado-landa de *Carex rigida* y *C. lachenalii*	10 600	3	32: 1
Prado de *Geranium silvaticum* y *Trollius*	3 800	3	36: 1
Prado de *Ranunculus acer*	10 300	10	9: 1
Matorral arbolado con *Geranium* y *Trollius*	1 800	110	1: 1
Matorral turboso rico en hierbas de hoja ancha	3 900	8	12: 1
Matorral turboso rico en cárices	350	20	5: 1
Turbera de *Scirpus caespitosus*	1 700	3	37: 1
Turbera de *Carex rotundata*	1 000	8	13: 1
Turbera de *Rubus chamaemorus*	500	4	25: 1

plántulas en las altas montañas medioeuropeas. Söyrinki cita 13,3 plántulas jóvenes y 17,5 mayores en 1 m² de la asociación de ventisquero de *Salix herbacea;* en el *Polytrichetum sexangularis* del piso alpino superior, que es afín, hemos encontrado un promedio de 15 plántulas de fanerógamas.

Las comunidades forestales cerradas son siempre pobres en plántulas. Pero en cuanto se abre un hueco en el estrato arbóreo por tala, acción del viento, etc., aumenta rápidamente el número de plántulas con la iluminación.

El bosque cerrado de pino negro, rico en brezos (*Mugo-Ericetum*) no es favorable para la regeneración del pino negro, mientras que en claros naturales se pueden contar hasta 300 plántulas de *Pinus mugo* de varios años en una superficie de 100 m².

Cada comunidad cuenta también con una pérdida determinada de plántulas. Linkola denomina pérdida de plántulas a la diferencia expresada en porcentaje entre los individuos germinados y los crecidos de una especie.

Germinación de las semillas en Europa meridional. Las alianzas mediterráneas del *Therobrachypodion* y el *Tuberarion guttati* se caracterizan por un número de plántulas extraordinario. La germinación se inicia después de las primeras lluvias autumnales en octubre y es paralela a la humectación. El octubre cálido y lluvioso de 1962 hizo germinar a una gran cantidad de plantas anuales.

En el *Tuberarietum guttati* de Lamoure, junto a Montpellier, contamos un promedio no inferior a 27 500 plántulas por metro cuadrado. El *Onobrychi-Barbuletum* de Restinclières tenía 17 100 sobre la misma superficie y el *Brachypodietum ramosi* de St. Paul et Valmalle tenía 27 100 plántulas.

Tabla 66. *Cuadrado permanente para el recuento de plántulas en el* Quercetum ilicis *de Montpellier*

	Viburnum tinus	*Quercus ilex*	*Rubia peregrina*	*Smilax aspera*	*Asparagus acutifolius*	*Hedera helix*	*Ruscus aculeatus*	*Geranium purpureum*	*Phillyrea angustifolia*	*Celtis australis*	*Euphorbia characias*
1933											
Mayo	71	38	25	9	5	4	3	2	—	—	—
Julio	14	23	1	3	—	—	1	—	—	—	—
Septiembre	1	17	1	1	—	—	1	—	—		—
Diciembre	9j.	15	3 (1v.)	—	—	—	1	—	—	—	—
1934											
Junio	—	11v.	3 (1v.)	3j.	5j.	—	1v.	3j.	1j.	1j.	1j.
Septiembre	—	8v.	2v.	—	1	—	1v.	5j.	—	—	—
1935											
Enero	—	8	2	—	1	—	1	2	—	—	—
Junio	2j.	7v.	3 (2v.)	2j.	1v.	41j.	1v.	—	—	1j.	1j.
Julio	1	7	3	2	1	12	1	—	—	—	—
Octubre	—	7	3	1	1	—	1	2	—	—	—

Por el contrario, en el matorral abierto del *Rosmarino-Lithospermetum* sólo germinaban anualmente por término medio ocho individuos por metro cuadrado y todos pertenecían a la combinación de especies características. Se mantenían bajo la protección de los arbustos y de los fascículos de gramíneas fasciculadas, mientras que los lugares abiertos permanecían casi sin vegetación.

Cada comunidad, o mejor dicho, cada subunidad de una asociación tiene bajo condiciones normales su número de plántulas, que, bajo la influencia del estado del tiempo, oscila entre niveles más o menos amplios.

Las cifras dadas más abajo de una superficie permanente en el *Quercetum ilicis* de Montpellier (cuadrado permanente de 50 cm de lado [según BRAUN-BLANQUET, 1936]) indican lo escasas que son las plántulas que sobreviven, aunque sólo sea el primer año, en una comunidad forestal equilibrada.

Todas las plántulas de *Viburnum tinus* murieron ya en el primer año (1933). De las 157 plántulas germinadas en la primavera favorable de 1933, sólo quedaban 9 el 10 de octubre de 1935, y de estas 9 murieron también las 7 plántulas de *Quercus* en poco tiempo por falta de espacio. Por el contrario, el terófito *Geranium purpureum* se mantenía permanentemente bastante constante.

En cada comunidad equilibrada no sólo se da un exceso de semillas, sino que generalmente también hay un gran exceso de plántulas de las especies características, de modo que cualquier espacio libre es ocupado rápidamente. Esto está demostrado por la súbita aparición masiva de especies características y constantes en lugares recientemente modificados de las comunidades forestales, cual en los claros provocados por la corta y en el lugar de árboles caídos.

En la región desértica de California las plantas anuales de verano sólo germinan después de intensas lluvias, y para el inicio de la germinación parece necesaria una precipitación mínima de 25 mm; con precipitaciones de 10 mm, *Pectis* y *Bouteloua* sólo germinaban en pequeñas hondonadas, en las que se había acumulado el agua de lluvia. Los arbustos germinan igualmente en verano, con excepción de las especies de *Erigonum*, que sólo germinan en invierno. Son pocas las especies que pueden germinar en cualquier época después de lluvias. Las condiciones de germinación parecen ser caracteres de tribu o de familia fijados hereditariamente (WENT, 1948).

Germinación de las semillas en las altas montañas. Las observaciones de la germinación en comunidades que se encuentran en los límites extremos de su distribución (países hiperbóreos, regiones áridas, alta montaña) son de gran interés. En este sentido, existen investigaciones en el *Caricetum curvulae* en su límite superior en el piso nival de los Alpes suizos orientales.

TABLA 67. *Determinaciones de la capacidad de germinación en el* Caricetum curvulae *de los Alpes rético-lepontinos a 3000 m sobre el nivel del mar y a mayor altitud* (véase BR.-BL., 1913)

	Altitud sobre el nivel del mar			Altitud sobre el nivel del mar	
Anthoxanthum odoratum	3040 m	11%	*Potentilla frigida*	3000 m	2%
Silene acaulis	3000 m	40%	*Sibbaldia procumbens*	3255 m	51%
Minuartia sedoides	3150 m	1%	*Sieversia montana*	3075 m	20%
Cardamine resedifolia	3150 m	82%	*Oxytropis halleri*	2900 m	79%
Pulsatilla vernalis	3040 m	24%	*Erigeron uniflorus*	3000 m	96%

Se trata de ocho hemicriptófitos y dos caméfitos en almohadilla. El terófito que alcanza una situación más elevada en los Alpes réticos, *Saxifraga ascendens* (llega hasta el paso del Lavirum, 2827 m) germinaba en un 96% a 2750 m.

Algunas de las plantas de ventisqueros en el *Salicetum herbaceae* de la misma región dieron cifras elevadas de germinación:

Arenaria biflora en su localización más alta	3000 m	66%	*Epilobium alpinum*	2670 m	92%
Sagina saginoides	2650 m	62%	*Veronica alpina*	2650 m	66%
			Soldanella pusilla	2300 m	86%

La mayoría de las ciperáceas del pastizal germinaban mal, mientras que *Kobresia simpliciuscula* y *Carex microglochin,* provenientes de un *Kobresietum,* lo hicieron en un 89% y un 68%.

Las investigaciones de germinación se realizaron en su mayor parte en el Instituto Federal de Investigación de las Semillas en Zürich y en menor número en el hospital de Bernina (2340 m); los resultados son en parte extraordinariamente favorables cuando se piensa que todas las semillas proceden del piso nival de los Alpes, algunas incluso de las localidades más altas conocidas para las especies correspondientes, con el período de vegetación más corto.

Los malos resultados de germinación indican poco de la capacidad de germinación de las semillas, ya que pueden deberse a una maduración insuficiente de la semilla o a su tratamiento antes de la germinación o durante la misma. Por el contrario, de los resultados favorables podemos concluir que la comunidad está en consonancia con las condiciones del hábitat y que reacciona favorablemente a las condiciones ambientales.

Nuestros resultados de germinación son también una demostración del punto de vista tan discutido (pág. 586) de que las comunidades altoalpinas están en situación de avanzar hacia arriba.

Söyrinki (1954) ha estudiado la ecología de la germinación en los Alpes bávaros y encontró que tanto la floración como la fructificación, sobre todo en las localidades más altas, dependen del estado del tiempo. *Carex firma* se presentaba en 1936 en el *Caricetum firmae* casi totalmente en estado estéril; sin embargo, en el año siguiente floreció y fructificó de modo general. Pudo también demostrarse en la mayoría de las asociaciones, incluso en el *Salicetum herbaceae,* una abundante germinación, superior a la esperada.

Diseminación de las diásporas. La diseminación ha recibido siempre mayor atención que la germinación. Pokorny habla ya de ella en unos trabajos dignos de ser leídos (1862); Hildebrand hace en 1873 una revisión de los dispositivos de diseminación de las plantas. A Vogler (1901) le debemos una investigación, limitada al piso alpino, de los medios de diseminación de las plantas de los Alpes suizos. Pero el grupo de estudio de la S.I.G.M.A.: P. Müller (1933), Quantin (1935), Soroceanu (1936), y más tarde Blondel (1941), Pottier-Alapetite (1942) y Tchou (1949), siguiendo nuestra sugestión, ha sido el primero en ocuparse profundamente de la importancia funcional de los medios de diseminación para los estudios fitosociológicos. Se obtuvieron y discutieron espectros de los medios de diseminación de determinadas asociaciones y estratos de vegetación.

El trabajo de Molinier y Müller (1938) ha sido básico para estudios posteriores; allí se da por primera vez una clasificación general de las diásporas basada en los agentes de diseminación.

Los autores distinguen como tipos principales de diseminación, de acuerdo con la denominación actual:

Anemocoro, diseminación por el viento
Hidrocoro, diseminación por el agua
Zoocoro, diseminación por animales
Antropocoro, diseminación por el hombre
Autocoro, diseminación por lanzamiento autónomo
Barocoro, caída por el propio peso

A veces existen factores que limitan la diseminación (véase especialmente ZOHARI, 1937). A cada tipo principal le corresponde una serie de subtipos.

Esta clasificación, aunque no es totalmente satisfactoria, ha encontrado una aceptación general.

En la caracterización ecológica completa de una comunidad no debe olvidarse el espectro de medios de diseminación basado en las especies de la combinación característica. Cada asociación y cada estrato de vegetación tiene su espectro de diásporas propio.

MEDWECKA-KORNAS (1950) se ocupó de la biología de la diseminación de las plantas de las rocas de las calizas jurásicas de Cracovia y llegó a conclusiones semejantes a las de MOLINIER y MÜLLER. Mientras que la asociación de *Asplenium ruta-muraria* y *A. trichomanes* de las grietas de las rocas incluye exclusivamente especies anemocoras, su porcentaje en la comunidad siguiente, el *Festucetum pallescentis,* disminuye a un 66%, y en la comunidad de *Geranium sanguineum,* próxima a la clímax, es aún inferior y las zoocoras aumentan hasta el 20,4% y las barocoras hasta el 26,5%.

DANSEREAU y LEMS (1957) han criticado la clasificación anterior de los tipos de diseminación, a la que de todos modos hacen justicia. En contraposición, hacen una clasificación de las diásporas basada en características puramente morfológicas, entre las que el peso adquiere un papel predominante. Los autores subrayan: «The key has the advantage of consisting of few categories, which perhaps gives more statistical meaning to any biological spectrum than would be offered by a system with a large number of alternatives» *.

Queda aún por ver si la aplicación de esta clasificación en las comunidades vegetales va a conducir a mejores resultados que la anterior. El mismo DANSEREAU se basa en los seis tipos principales de MOLINIER y MÜLLER al estudiar las comunidades forestales del valle de S. Lorenzo.

Espectro de diásporas. El espectro de las formas de diseminación, lo mismo que el espectro floral, ayuda a definir mejor el carácter ecológico de las comunidades (véase también WESTHOFF, 1954, pág. 127).

El estrato arbóreo del *Quercetum ilicis* se caracteriza por la encina, diszoocora.

El estrato arbustivo contiene principalmente endozoocoras (que pasan por el tubo intestinal; 71%), además de algunas autocoras. Al considerar la cantidad de individuos se acentúa todavía mucho más la importancia de la diseminación por animales, ya que las especies más abundantes de los estratos superiores de vegetación pertenecen a estos dos grupos.

---

* «La clasificación tiene la ventaja de que está constituida por pocas categorías, lo que da quizá un mayor significado estadístico a todos los espectros biológicos, mayor del que podría proporcionar un sistema con un gran número de alternativas» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

En el estrato herbáceo del encinar disminuye la importancia de las zoocoras a un 30%; las anemocoras suponen el 50% de las especies, y aparecen también otras adaptaciones a la diseminación (hidrocasia y xerocasia).

La diseminación se inicia ya en mayo (con el 3% de las especies) y perdura hasta octubre o noviembre. El punto máximo se alcanza en los meses de agosto (26%) y septiembre (27%) (BR.-BL., 1936).

A lo largo de la sucesión de comunidades desde el suelo desnudo hasta el encinar, se modifican también los medios de diseminación, de acuerdo con las posibilidades existentes, de un modo muy determinado. La diseminación por el viento, el agua o el hombre va perdiendo importancia, mientras que la endo-

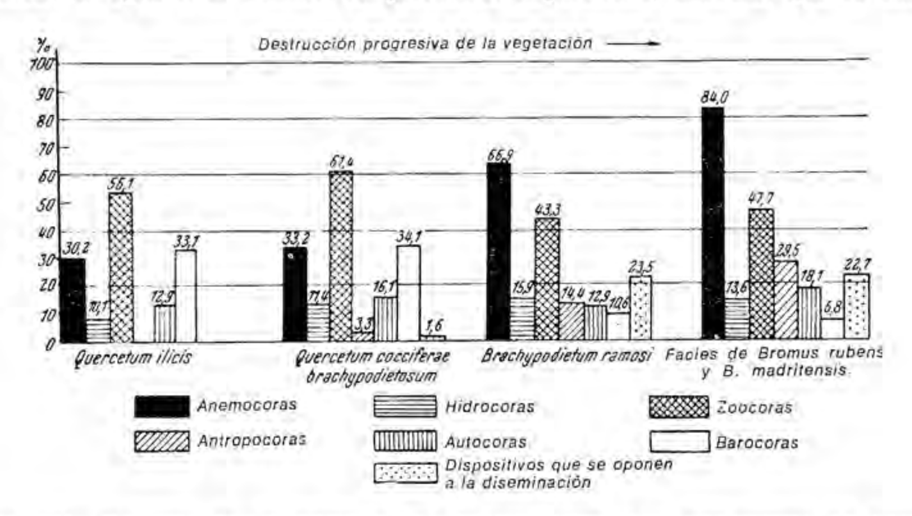


FIG. 296. Espectros de las diásporas en distintas comunidades sustituyentes del bosque de *Quercus ilex* en el sur de Francia (según MOLINIER y MÜLLER, 1938).

zoocora por animales y la barocora (diásporas que caen debajo de donde han sido producidas) van ganando cada vez más importancia. De todos modos, es más frecuente observar la sucesión de vegetales inversa, que se da a consecuencia de la destrucción del encinar y conduce al pasto pedregoso de vegetación pobre (Fig. 296).

Multiplicación vegetativa. Una multiplicación vegetativa favorable (policormia) lleva muchas veces consigo la pérdida de la fructificación. *Sporobolus pungens* del *Agropyretum mediterraneum* de la anteduna tiene una gran capacidad de expansión vegetativa (Fig. 297), pero fructifica muy raramente.

Cynodon dactylon puede mantenerse muchos decenios sin llegar a florecer; incluso en las comunidades muy pisoteadas su rizoma es casi indestructible.

PERTTULA (1941) ha investigado la multiplicación de las plantas vasculares en comunidades naturales, en bosques y praderas arboladas de Finlandia, mediante superficies permanentes. Este tipo de reproducción había merecido poca atención, de todos modos se toma en consideración en el sistema de formas vitales de RAUNKIAER (véase pág. 139).

La multiplicación vegetativa domina en algunas comunidades de hidrófitos y geófitos, así como en las fronteras de la vida, en tierras hiperbóreas y en la

alta montaña. La presencia en manchas de muchas plantas fasciculadas y cespitosas se basa en la multiplicación vegetativa. Esto es muy evidente en la colonización de nuevos terrenos y de cultivos abandonados, donde se desarrollan periféricamente algunas gramíneas (especialmente especies de *Brachypodium, Agropyron* y *Calamagrostis*), *Carices, Thymus serpyllum* s.l., *Hieracium pilosella,* etc.,

Por ello, resultan favorecidas en los estadios iniciales de la formación de una pradera.



FIG. 297. Estolón de *Sporobolus pungens* como pionero del *Agropyretum mediterraneum* penetrando en la playa del Mediterráneo. (Foto GUTZWILLER.)

PERTTULA (l. c.) distingue, junto a las especies sin multiplicación vegetativa:

Especies con multiplicación vegetativa débil por independización de los vástagos, pero a las que falta la capacidad de desplazamiento.

Especies capaces de multiplicarse vegetativamente y con una baja capacidad de desplazamiento.

No menos del 79% de las 161 especies de los bosques, de las praderas arboladas y rocas de la región finlandesa investigada eran capaces de multiplicarse vegetativamente. La reproducción por semillas sólo predomina aquí en la vegetación de las rocas. En casi todas las demás comunidades predomina la multiplicación

vegetativa. En la mayoría de las especies con una buena capacidad de multiplicación vegetativa sólo se observan plántulas en raras ocasiones. La multiplicación vegetativa predomina también en las comunidades de pedregales de los países montañosos; en cambio, en las regiones cálidas y secas domina la propagación por semillas.

Esquema de periodicidad. La germinación, la floración, la fructificación, la formación de semillas y la diseminación son funciones de primer orden en la lucha por el mantenimiento y renovación de las comunidades, que pueden representarse grosso modo por el esquema de periodicidad.

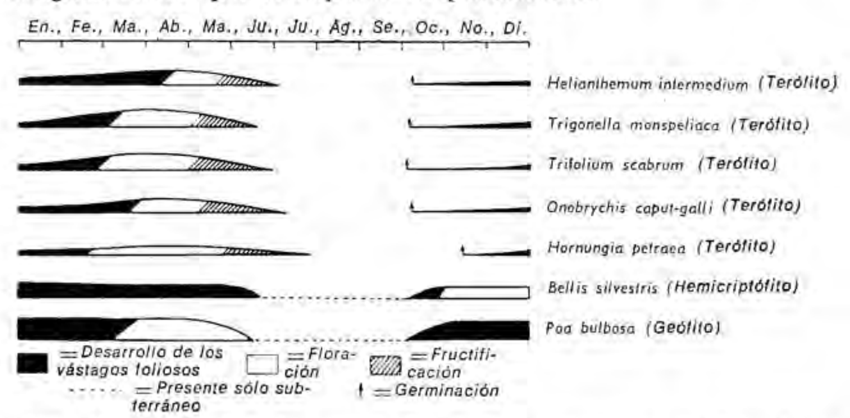


FIG. 298. Marcha anual de la periodicidad de los componentes más importantes del *Onobrychi-Barbuletum gracilis* en la garriga del sur de Francia.

TOMASELLI (1948) ha representado de este modo la asociación de *Aphyllanthes* y *Leontodon villarsii* de las garrigas del sur de Francia.

El esquema de periodicidad del *Onobrychi-Barbuletum* de la garriga del sur de Francia se desprende de la representación del ciclo anual de algunas especies características y acompañantes (Fig. 298).

B) Curso anual de los procesos vitales fisiológico-ecológicos

Desde que la Fisiología ha empezado a extender la investigación causal al mundo vegetal libre, es posible considerar también los procesos vitales internos de las plantas establecidas en la comunidad. Desde un principio había que pensar que se comportarían de un modo distinto al del laboratorio y que están esencialmente influidas por la comunidad, y a su vez influyen sobre ella. Tal como subraya FILZER (1937, pág. 93), las leyes fisiológicas, que se han establecido casi exclusivamente a partir del comportamiento de plantas aisladas, han de sufrir una gran transformación en su aplicación a la Fisiología y Ecología de las comunidades vegetales.

Economía hídrica. Los procesos vitales fisiológicos en las condiciones de la residencia ecológica se han investigado hasta ahora generalmente desde el aspecto de la economía hídrica en base a medidas de la transpiración y del valor osmótico. El conocimiento de la fotosíntesis (asimilación) y de la respiración no ha progresado tanto y el análisis de las relaciones entre la economía hídrica

y la asimilación se ha iniciado últimamente. Sólo se conocen algunos aspectos del crecimiento (STOCKER).

El suministro de agua es el regulador de mayor importancia de los procesos vitales de la planta aislada, así como de la planta en la comunidad. El suministro deficiente de agua en largos períodos secos tiene consecuencias fácilmente demostrables, daños, marchitez e incluso la muerte.

El inicio de la lucha por el agua determina las alteraciones manifiestas en el equilibrio interno de una comunidad.

Las modificaciones morfológicas para limitar las pérdidas de agua (véase página 517) son especialmente frecuentes en las regiones áridas. Muchas de estas adaptaciones de defensa frente a la sequía están fijadas genotípicamente, esto es, son hereditarias, pero la estructura de la hoja (Fig. 299), tamaño de la hoja, la pilosidad y la formación de las raíces pueden modificarse más o menos intensamente según las condiciones del hábitat. Dentro de los límites determinados por la constitución hereditaria, el hábitat actúa también, por tanto, conformando, determinando conjuntamente el grado de xeromorfia.

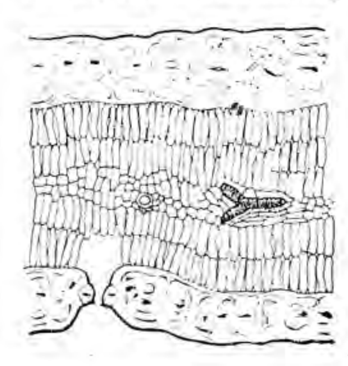


FIG. 299. Hoja de un xerófito, *Rosa persica,* de la estepa desértica del Turquestán. La gruesa epidermis contiene abundante mucilago y recubre toda la hoja un manto de un tejido que almacena agua (de B. KELLER, 1933).

La Fisiología de la economía hídrica es el objeto de muchos trabajos importantes, sobre los que aquí no insistiremos más.

Las más recientes y mejores recopilaciones se encuentran en el «Handbuch der Pflanzenphysiologie», tomo III (hay que destacar el trabajo de STOCKER, «Dependencia de la transpiración respecto de los factores ambientales»).

La captación y el consumo de agua por las especies en la comunidad natural son difíciles de medir directamente. Pueden estimarse indirectamente, por lo menos aproximadamente, a través de la determinación de la transpiración y de la concentración del jugo celular. Ya que la absorción de agua, como la de las sales minerales, está determinada considerablemente por el consumo de las plantas, la transpiración y la concentración del jugo celular son indicadores apropiados de la economía hídrica.

Higromorfia y xeromorfia. Un primer paso para aclarar las diferencias en el suministro de agua conduce a la distinción de los siguientes grupos de plantas según su balance hídrico:

1. Hidrófitos o plantas acuáticas.
2. Higrófitos, especies amantes de la humedad que requieren suministro de agua abundante.
3. Mesófitos, especies con necesidades de humedad medias.
4. Xerófitos, plantas xéricas con necesidades de humedad bajas.

Se denominan tropófitos aquellos vegetales que se comportan como mesófitos durante la época de vegetación y en el resto como xéricos (por ejemplo, dejando caer la hoja).

Sin embargo, una misma especie puede preferir hábitats secos en climas húmedos, y suelos húmedos en los climas secos, por lo que estas denominaciones sólo tienen un valor relativo.

La mayoría de los representantes de un grupo con determinados requerimientos de humedad muestran muchas veces concordancia en cuanto a forma, tamaño y conformación de los órganos transpirantes, así como también en la estructura íntima de los tejidos internos. Estas disposiciones estructurales parecen encaminadas a adaptar las necesidades vitales de las especies al medio ambiente. Por ello, se consideran también como adaptaciones a las condiciones del hábitat. Frente a los higrófitos con sus estructuras morfológicas apropiadas para favorecer la cesión de agua, se encuentran los xerófitos, caracterizados por una reducción de superficie para un mismo volumen, reducción de los espacios intercelulares, aumento de los vasos, además de paredes epidérmicas engrosadas con cutícula gruesa, depósito frecuente de ceras en la epidermis, formación de espinas, hundimiento de los estomas, recubrimiento de las hojas con pelos muertos, esto es, una constitución de la epidermis adecuada para disminuir la transpiración y, por último, con frecuencia, tejidos almacenadores de agua y un sistema radical extenso; todo son disposiciones que deben conducir a una disminución de la transpiración.

Esta interpretación teleológica ha sido sometida a una dura crítica y a una corrección a través de la Fisiología experimental moderna. Se demostró que de la morfología no se pueden extraer directamente conclusiones sobre la función.

La definición poco clara y de interpretación múltiple de los términos higrófito y xerófito ha contribuido, sin duda alguna, a confusiones. Mientras unos entienden bajo estos términos plantas con adaptaciones orgánicas higromorfas o xeromorfas, otros designan con ellos especies que viven en hábitats húmedos o secos. Actualmente ya se está de acuerdo en que primero hay que comprobar la economía hídrica de cada especie y luego debe darse la opinión acerca de su comportamiento. Las estructuras protectoras contra la sequía, determinables morfológicamente, quedan muchas veces muy por detrás de las fisiológicas. Así, plantas de estructura claramente xeromorfa, como nuestras especies de *Erica* y algunas ciperáceas, pueden también crecer en hábitats húmedos o mojados.

De todos modos, tal como ha mostrado FIRBAS, hay que contar por lo menos con una detención temporal de la absorción de agua en los estratos superiores de turba en las plantas de turbera alta, debido a una capacidad insuficiente de conducción del suelo. La xeromorfia de las plantas de turbera alta está determinada por la pobreza de nutrientes del sustrato (FIRBAS, 1931).

Hay que diferenciar entre xerófitos y adaptaciones xerofíticas. Es apropiado reservar el término xerófitos a las plantas que viven en hábitats secos, lo que impide que tal como todavía sucede actualmente, puedan denominarse así especies amantes de la humedad, o muy ligadas a climas oceánicos húmedos, con adaptaciones xerofíticas (algunas ericáceas, especies de *Ulex, Sarothamnus scoparius, Ilex aquifolium,* etc.) (véase RUBNER, 1952, pág. 61). De todos modos, es imposible una diferenciación precisa entre xero, meso e higrófitos, ya que la misma especie puede aparecer localmente en una región como xerófito y en otra como mesófito.

Los trabajos de STOCKER (1956) dan información acerca de la dependencia

de la transpiración frente a los factores del medio ambiente, y en ellos está recopilada abundante bibliografía sobre este tema.

Transpiración. La dependencia de la transpiración con respecto a la luz, la temperatura y el viento permite concluir que los distintos miembros de la comunidad se comportan de distinto modo frente a este factor. Se influyen mucho mutuamente y la influencia aumenta de los estratos superiores a los inferiores. En el estrato herbáceo cercano al suelo es donde es más intensa.

Una transpiración intensa requiere que se abran los estomas, proceso que parece estar ligado a unas temperaturas mínimas determinadas, de modo que *Sarothamnus scoparius*, por ejemplo, en su hábitat natural en Darmstadt mantiene cerrados sus estomas y casi no transpira, incluso en los días claros, cuando la temperatura atmosférica es inferior a 6° (LEYERER y STOCKER, 1960).

Según MICHAELIS (1934), el rododendro empieza ya a abrir sus estomas a temperaturas alrededor de 0°; el abeto rojo y aún más el pino negro necesitan para ello temperaturas sensiblemente superiores. Además, para que se abran los estomas parece imprescindible un balance hídrico relativamente favorable y, a temperaturas bajas, también una intensidad elevada de la luz (véase pág. 239). En invierno disminuye la transpiración, debido sobre todo al cierre de los estomas. En las coníferas es aproximadamente hasta 300 veces menor que en verano y en el rododendro es por lo menos 20 veces menor. Una segunda posibilidad para limitar la transpiración, también importante, reside en los procesos de deshidratación de las paredes externas.

El número de estomas es muy grande en los xerófitos de los desiertos, mientras que en las plantas forestales mesófilas es pequeño. La transpiración de las plantas xeromorfas de los desiertos, calculada en base al número de estomas, sería mayor que la de las plantas sin adaptaciones xeromórficas (EVENARI, 1938). De todos modos, no se pueden extraer de este hecho conclusiones acerca de la cantidad y la intensidad de la transpiración.

Según GÄUMANN y JAAG (1939), la transpiración cuticular total a velocidades medias del viento, puede alcanzar valores dobles a los de las plantas en calma, lo mismo en las plantas con estomas protegidos, como en las que los tienen sin protección. Por encima de los 3 ó 4 m/s de la intensidad del viento, la transpiración puramente estomática no presentó un incremento apreciable. Igual que en la transpiración subestomática, se alcanza relativamente pronto un valor límite, por encima del cual no se da una elevación en la cesión de agua.

Por último, hay que considerar que la intensidad de la transpiración no sólo está determinada por condiciones externas, sino que en un grado aún mayor depende de las condiciones internas, especialmente del suministro de agua, que a su vez depende de las raíces, de la resistencia a la conducción y las condiciones hídricas en el suelo (véase *Economía hídrica del suelo y vegetación*, página 372).

STOCKER (1956, pág. 455) cita un ejemplo típico de la dependencia de la transpiración con respecto a las raíces. Sobre los suelos Szik de Hungría se encuentra *Limonium gmelini*, de raíces profundas, cuya curva de transpiración es casi igual para una buena o una mala humectación, mientras que *Artemisia monogyna*, de raíces superficiales, presenta unas curvas muy distintas, según sea la humedad del suelo.

Medida de la transpiración. El método de STOCKER de pesada de hojas o ramas es el que se emplea más frecuentemente en las medidas ecológicas de trans-

piración en las comunidades vegetales. Acerca de la exactitud, fuentes de error, ventajas y desventajas del método compárense los trabajos de PFLEIDERER (1933), GIROUX y SOROCEANU (1936), MICHAELIS (1937), ROUSCHAL (1938), RAWITSCHER y MORELLO (1952), STOCKER (1956) y EGER (1958).

Generalmente, se mide la pérdida de peso de hojas o tallos cortados en una balanza portátil de torsión o de precisión (Fig. 300). La medida ha de realizarse en un tiempo muy corto, ya que pasados 3 ó 4 min se manifiesta ya una pérdida marcada de la transpiración en ciertas especies[1].

WALTER utilizaba una balanza de precisión, con 10 kg de capacidad, para las grandes hojas de la selva virgen.

Naturalmente sólo pueden compararse entre sí partes de la planta en el mismo estadio de desarrollo.

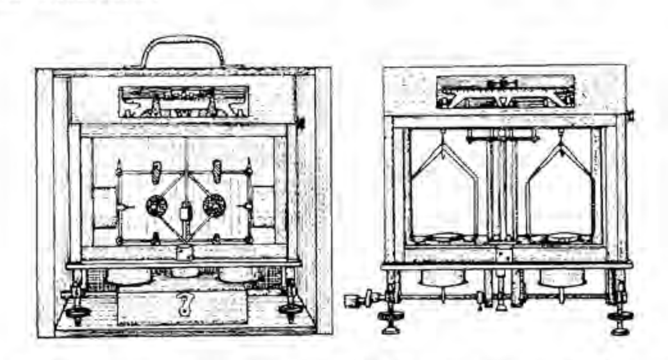


FIG. 300. Balanza portátil con amortiguación de aire para medir la transpiración.

Según EGER (1958), el método no puede utilizarse para todas las plantas (por ejemplo, no para las gramíneas de los prados medioeuropeos). Sin embargo, no todas las consideraciones de EGER parecen ser correctas. Nuevas investigaciones de STOCKER, con una utilización crítica del método, indican que también es utilizable para las gramíneas.

HUBER (1957) indica otra posibilidad de registro de la transpiración: la utilización y nuevo desarrollo del registrador de la tensión de vapor de agua o *Thermoflux*. Este registra el contenido en agua de un flujo de aire constante a través de un método termoeléctrico en base al calor de disolución en ácido sulfúrico concentrado.

Curvas de transpiración. A los fitosociólogos les interesan sobre todo curvas de transpiración comparables de las especies sociológicamente importantes. Estas curvas deben extenderse a lo largo de períodos bastante largos. Como tales se dispone, por ejemplo, de las de las especies importantes del *Quercion ilicis, Asparagus acutifolius* (liana) y *Ruscus aculeatus,* especie característica de lugares sombríos (Fig. 301).

Bajo condiciones externas semejantes, esto es, en una misma comunidad, el desarrollo de las curvas de una especie es semejante en todas las épocas del año (véase Fig. 302).

---

[1] IVANOFF, SSILINA y ZELNIKER (1950) sumergen en parafina fundida la parte del vegetal que van a cortar, lo que debe retardar la disminución en la transpiración.

La curva muy equilibrada, con escasas oscilaciones diarias, de *Ruscus aculeatus,* en el sotobosque del *Quercetum ilicis,* es característica de una planta típicamente ahorradora de agua.

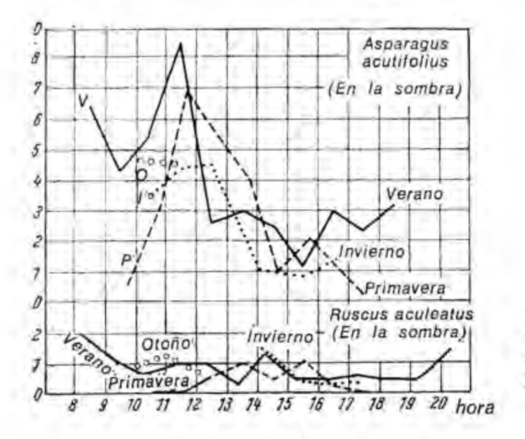


FIG. 301. Curvas diarias de la transpiración en distintas estaciones (miligramos de agua perdida por gramo de peso fresco de hoja y por minuto) (BR.-BL., 1936).

Pistacia lentiscus destaca de la serie de plantas leñosas siempre verdes por una gran cesión de agua. ROUSCHAL (1938) midió el 9 de agosto (10.30 h) un máximo de transpiración de 33,3 mg/min.

Las gramíneas xéricas y hierbas no graminoides del *Brachypodietum phoenicoidis* transpiran por lo general más que las siempre verdes. Las curvas de la figura 302 muestran el curso anual de la transpiración de dos gramíneas en el *Brachypodietum phoenicoidis* de Montpellier.

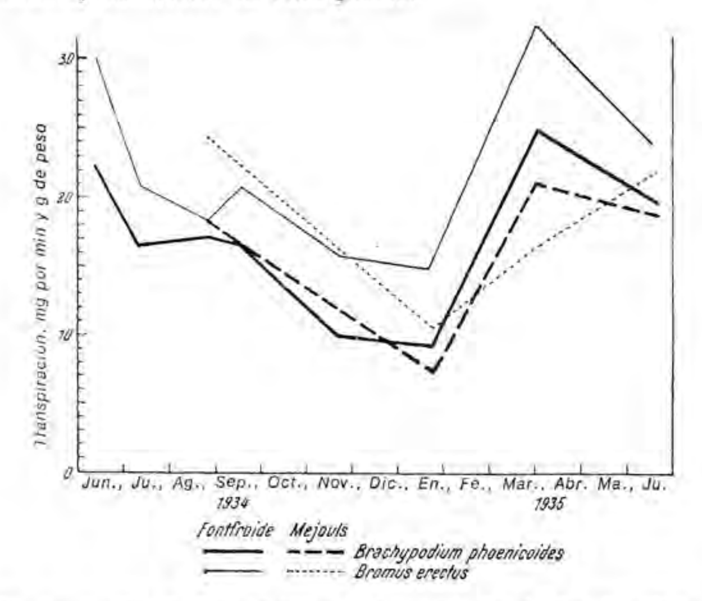


FIG. 302. Curvas anuales de los máximos de transpiración de *Brachypodium phoenicoides* y *Bromus erectus* en el *Brachypodietum phoenicoidis* de Montpellier (según GIROUX y SOROCEANU, 1937).

EVENARI (1949), ZOHARY y ORSHAN (1954), STOCKER (1954) y SVESHNIKOVA (1963) han demostrado que en el desierto se transpira con intensidad.

Retama retam alcanza ya en enero, a las diez de la mañana, el valor de 39 mg/min.

Cada especie parece tener su curva de transpiración específica, en relación con la comunidad. Bajo condiciones sociales y del hábitat distintas, puede variar mucho el curso de la curva de una misma especie, hecho que podría estar relacionado con modificaciones en la iluminación. Así, la curva plana de *Bromus erectus* en el interior de un *Quercetum ilicis* poco denso es totalmente distinta de la que tiene en el pastizal del *Brachypodietum phoenicoidis*. Por el contrario, especies ecológica y sistemáticamente semejantes pueden tener curvas diarias muy parecidas en la misma comunidad natural. Esto es muy claro en la pareja de especies *Arbutus unedo* y *A. andrachne* en la variante de *Carex distachya* del *Quercetum ilicis*. La concordancia es aquí tan estrecha, que las curvas son prácticamente idénticas a finales de otoño y en invierno (véase GIROUX y SOROCEANU, l. c., pág. 16).

En la época primaveral de lluvias y del crecimiento máximo se presenta un máximo anual muy acentuado. La sequedad estival provoca una fuerte limitación de la transpiración. Un máximo secundario, casi imperceptible en la curva, coincide con el nuevo despertar de la vegetación en otoño. El mínimo se alcanza en enero.

Según GIROUX y SOROCEANU (1937), la curva diaria estival de la transpiración de hojas de sol de *Arbutus unedo* es sensiblemente superior a la de las hojas de sombra. El caso de *Quercus ilex* es el mismo. ROUSCHAL (1938) ha encontrado, por el contrario, valores superiores para las hojas de sombra de *Arbutus unedo* y *Phillyrea media*. En invierno la transpiración es baja y la diferencia entre hojas de sol y de sombra es pequeña. BR.-BL., BHARUCHA y H. MEIER (1931) realizaron simultáneamente investigaciones de la transpiración en comunidades ecológicamente bastante distintas de la misma región, a saber, en una asociación de duna (*Crucianelletum*) y en el *Salicornietum fruticosae* contiguo de los suelos salados (Fig. 232). Obtuvieron dos series de cifras totalmente distintas, que no coincidían nunca.

Las cifras entre paréntesis son las obtenidas por MEIER y ADRIANI (véase ADRIANI, 1937, 1945) en otro lugar el 6 de julio de 1933, un día también sin nubes.

TABLA 68. *Valores medios diarios de la transpiración a partir de observaciones realizadas cada hora en especies de comunidades halofíticas y de dunas en Palavas* (5-6 *de julio, sin nubes*) (según BR.-BL., BHARUCHA y H. MEIER, 1931)

Suaedeto-Kochietum hirsutae y *Salicornietum fruticosae*		*Crucianelletum* de las dunas	
(*T*/Peso húmedo en gramos)			
Salicornia fruticosa	2,6	*Ammophila arundinacea*	6,7
Arthrocnemum glaucum	1,7 (0,48)	*Medicago marina*	8,6
Inula crithmoides	2,2	*Echinophora spinosa*	11,7
Halimione portulacoides	1,5 (2,88)	*Crucianella maritima*	12,0
Limonium vulgare	2,9	*Malcolmia littoralis*	14,6
Juncus maritimus	2,7 (3,78)		

Los valores bajos y las pequeñas oscilaciones de los valores de la transpiración de las especies de la primera serie parecen ser característicos de la asociación halófila del *Salicornietum fruticosae*[1]. El *Crucianelletum* vecino de las dunas transpira bastante más, a pesar de la estructura xeromórfica de las plantas de las dunas.

Dentro de una misma asociación las distintas especies presentan diferencias considerables, que en el *Crucianelletum* oscilan hasta más del doble.

Bosian (1934) encontró curvas diarias relativamente poco divergentes entre *Helianthemum chamaecistus, Teucrium chamaedrys* y *Artemisia campestris* en el *Xerobrometum* del Kaiserstuhl, mientras que *Teucrium montanum* mostró una curva totalmente distinta.

Consumo de agua por las comunidades vegetales. La medida de la transpiración de poblaciones vegetales se encuentra todavía en sus inicios (véase Stocker, 1956, pág. 480). Filzer (1933) ha introducido el término coeficiente poblacional de transpiración para la relación entre la transpiración dentro y fuera de la población. Determina los valores diarios promedio de este coeficiente para algunas semanas estivales en una población de *Ranunculus reptans.*

Pisek y Cartellieri (1941) han intentado calcular el consumo de agua de comunidades vegetales enteras. Entre otras, investigaron el *Oxyrietum digynae,* el *Salicetum herbaceae,* el *Caricetum firmae* rico en *Dryas,* el *Rhododendro-Vaccinietum,* el *Loiseleurio-Cetrarietum,* el *Xerobrometum* y el *Arrhenatheretum.* Se trataba de determinar las pérdidas de agua de las distintas asociaciones en determinados días estandarizados. Para ello se cortaron muestras de superficies de al menos 2 m^2, se tomaron las partes vegetales cortadas (ápices de ramas en los arbustos enanos) y se pesaron rápidamente las muestras, se dejaron secar luego en el horno a 105° hasta peso constante y se volvieron a pesar.

A partir de los resultados diarios se calculó la transpiración *standard* (en gramos por metro cuadrado) de las especies dominantes y abundantes de cada comunidad y se sumaron los valores. En base a este consumo diario total de la comunidad, se estiman las necesidades de agua de cada asociación por mes en verano y por año. Naturalmente, en este experimento sólo puede tratarse de valores aproximados. De todos modos, los resultados permiten comparaciones interesantes entre el balance hídrico de distintas comunidades (véase tabla 69).

Zohary y Orshan (1954) han realizado investigaciones semejantes en una de las comunidades más importantes de las estepas desérticas de Palestina, el *Zygophylletum dumosi.*

Una superficie de 100 m^2 de la asociación típicamente constituida contenía 39 individuos de *Zygophyllum,* 8 de *Reamuria palaestina,* 2 de *Atractylis serratuloides* y 258 de *Salsola inermis.*

Para determinar la masa de la vegetación transpirante se utilizó el peso medio de los individuos de todas las especies que crecían en la superficie estudiada.

La transpiración de toda la población supuso en pleno verano (media de tres días) 109,7 g/h o 1,10 kg/día.

La misma población, con la adición de la planta anual *Gymnarrhena micrantha,* perdió en primavera (31 de marzo de 1952) no menos de 3,24 kg de

[1] Y de la asociación de *Suaeda maritima* y *Kochia hirsuta* de los bordes de las lagunas. *Salicornia herbacea* y *Salsola kali* tienen también en la costa del mar del Norte una transpiración baja respecto al peso y a la superficie (Schratz, 1937).

TABLA 69. *Pérdidas diarias de agua en comunidades alpinas y prealpinas en el Tirol* (PISEK y CARTELLIERI, 1941, y PISEK, 1944)

	Fecha de recolección	Peso fresco, g/m²	Peso seco, g/m²	Transpiración diaria *standard*, g/m²	Consumo anual
Comunidad de pedregal silíceo (*Oxyrietum digynae*), relativamente densa, Glungezer, 2650 m	19 Agosto	63	15	0,26	11
Pastizal seco con arbustos en espaldera sobre caliza (*Firmetum*), Hafelekar, 2250 m.	18 Agosto	264	91,5	1,09	55
Ventisquero ácido (*Salicetum herbaceae*), Glungezer, 2400 m	19 Agosto	280	213	1,01	42
Curvuletum culminal, Glungezer, 2600 m ...	19 Agosto	350	535	—	—
Landa abierta de arbustos enanos sobre caliza, Seegrube, 1900 m	18 Agosto	396	85	1,8	90
Rhododendro-Vaccinietum, Patscherkofel, 1900 m	—	555	122	1,5	105
Loiseleurietum	—	1100	166	3,14	210
Prado seco (*Xerobrometum*), suroeste, 700 m	10 Junio	545	158	0,258	195
Prado de siega (*Arrhenatheretum*), 600 m...	12 Junio	1580	443	0,429	323

agua por transpiración en una hora, aproximadamente treinta veces más que en verano.

La enorme diferencia entre la transpiración en primavera y en verano se debe a la desaparición de las plantas anuales, la disminución de la superficie foliar (las hojas formadas en verano son de menor tamaño) y por la disminución del valor de la transpiración en verano. La actividad fisiológica del *Zygophylletum*, aunque muy limitada, continúa, sin embargo, durante la sequía estival. La actividad estival de *Zygophyllum* se favorece por el desarrollo de raíces profundas que permiten llegar a las últimas reservas de agua de los horizontes más profundos del suelo. El valor de evapotranspiración, calculado simultáneamente, se expresó por el cociente más simple $= \frac{\text{transpiración}}{\text{evaporación}}$.

BERGER-LANDEFELDT (1949) propone otro método para calcular el consumo de agua en comunidades vegetales. Se basa en el método de la economía térmica, en el que se evitan las numerosas medidas individuales de la transpiración, que suponen mucho trabajo.

La evaporación del suelo, incluida en los valores obtenidos, generalmente es sólo una fracción de la transpiración de la población vegetal, y debe restarse de la evaporación total. El método puede emplearse también para medir el rocío nocturno y pueden medirse así las precipitaciones que llegan a una comunidad a través del rocío. Para más detalles, remitimos a BERGER-LANDEFELDT (l. c.).

Déficit de saturación. El déficit de saturación de las plantas depende también del suministro de agua. La saturación de agua no se alcanza nunca en las regiones secas, donde la cesión de agua es muy elevada. La diferencia entre la saturación máxima de agua y el contenido de agua en un momento dado de las

partes aéreas de las plantas es generalmente muy grande y en algunas especies alcanza el 50% o más.

Sorprendentemente, son con frecuencia plantas anuales las que tienen los mayores déficits de agua: *Cotula cinerea* en el desierto de Egipto, 57% (STOCKER); *Malva microcarpa,* 56%, y *Bromus rubens,* 67,4%, en el Sáhara (KILLIAN).

Plantas de los pastizales xéricos de la Europa media, como *Sesleria coerulea* en el *Xerobromion* del valle del Main muestran también valores elevados (48,4%) (SCHANDERL); *Carex humilis* tenía allí un déficit del 62,5%, aunque no sin mostrar daños.

Los valores de saturación de las especies de la pluviisilva brasileña son totalmente opuestos. Mientras que todas las plantas fuertemente enraizadas tienen valores muy bajos, el arbusto *Geonoma schottiana,* por ejemplo, dio incluso un

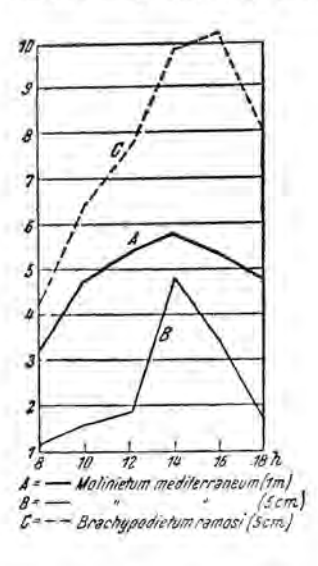


FIG. 303. Curvas diarias del déficit de saturación en dos comunidades de pastizales en Montpellier el 14 de agosto (según ROI, 1937).

mínimo de tan sólo 0,1%, los déficits de los epífitos son extraordinariamente altos. El máximo absoluto (93,8%) lo alcanza el helecho *Hymenophyllum polyanthos* (COUTINHO, 1962).

Los halófitos que excretan sal (especies de *Limonium*) tienen pequeños déficits de saturación y les siguen, sobre todo, los halófitos suculentos, como *Arthrocnemum glaucum,* en el desierto (al mediodía, ±8%; KILLIAN, 1947). Los geófitos bulbosos tienen también un déficit de saturación relativamente bajo. Tal como cabe esperar, el déficit de saturación es generalmente, pero no siempre, mínimo en la madrugada. El máximo se alcanza al mediodía o no se llega a él hasta la tarde.

BR.-BL. (1936) da curvas diarias del déficit de saturación del aire en distintos estratos del *Quercetum ilicis,* y ROI (1937) da también las de dos comunidades de pastizales mediterráneos (Fig. 303).

El déficit de saturación del aire en el *Molinietum mediteraneum* a 5 cm aumenta sólo por encima de 2 entre 1 h y 5 h, y alcanza como máximo 4,8, mientras que simultáneamente en la garriga de *Brachypodium ramosum,* junto al suelo, se da un mínimo de 4,3 y un máximo de 10,3. Las condiciones de

humedad atmosférica en ambas comunidades de pastizales son, por tanto, básicamente distintas. En el estrato cercano al suelo del monte bajo de *Quercus ilex*, el máximo diario alcanza 9,5 y 13 (finales de mayo) en el estrato arbustivo (150 cm de alto).

La figura 304 da una idea del déficit de saturación de dos asociaciones que alternan constantemente en el Gratkamm, junto al paso Siwa, en el Tatra polaco. Todas las laderas occidentales sometidas al viento están ocupadas por el *Juncetum trifidi*, resistente a la sequedad; en las laderas orientales, protegidas, crece el *Vaccinietum myrtilli*, y en la profundidad de las hondonadas se extiende el *Polytrichetum sexangularis* con su alfombra verde aterciopelada. El déficit de saturación a 3 cm por encima del suelo, bajo un viento intenso, alcanzó una media de 2,6 mm en el biótopo del *Juncetum*, y tan sólo 1,1 mm en el del *Polytrichetum* (SZAFER, PAWLOWSKI y KULCZYNSKI).

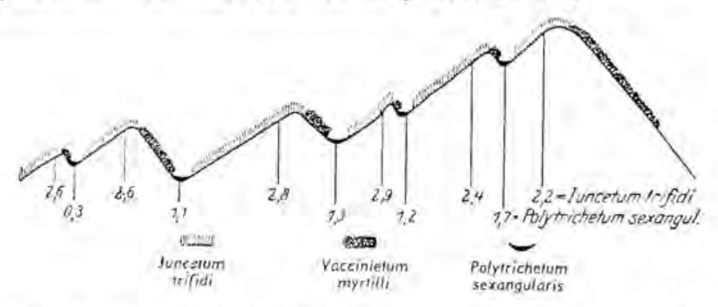


FIG. 304. Perfil de la vegetación y déficit de saturación en el *Juncetum trifidi* y en el *Polytrichetum sexangularis* en el puerto de Siwa, aproximadamente a 1900 m, en el Tatra (200 m de largo, 25 m de alto); tomado a mediados de agosto (según SZAFER, PAWLOWSKI y KULCZYNSKI).

La distribución de algunas comunidades climácicas está muy sometida aparentemente al dominio del déficit de saturación atmosférico. Según los mapas de vegetación de SZYMKIEWICZ (1923) se mantiene continuamente *Picea abies* en toda Europa oriental y septentrional dentro del límite de humedad de los 10 mm (déficit de saturación medio del aire en el mes más seco a las catorce horas [1895 a 1904]) y tan sólo en raras ocasiones sobrepasa este límite y lo hace de un modo no significativo. El límite suroriental de la región forestal rusa junto a la estepa sarmático-aralocáspica coincide aproximadamente con la línea de los 15 mm.

MOURAVIEFF (1959) ha investigado durante la época seca el déficit de agua en el pastizal xérico junto a Grasse (Alpes marítimos) y ha extendido también (1960) el estudio a los órganos vegetales subterráneos. Se investigaron especies de raíces profundas y superficiales del *Brachypodietum phoenicoidis*. Para las especies de la combinación característica de especies obtuvo valores que oscilaban entre 9,1 (en *Echinops ritro*) y 28% (en *Plantago lanceolata*). Los distintos tipos de raíces de una misma planta pueden dar valores de saturación totalmente distintos. Las raíces principales profundas, que pueden actuar como reservantes de humedad, en *Psoralea bituminosa*, presentaron un valor de 11,8%; en las raíces delgadas secundarias se elevaba el valor de saturación al 58%.

Medida del déficit de agua. ILJIN, STOCKER y KILLIAN determinan el déficit de agua del siguiente modo. Las plantas enraizadas se llevan rápidamente

al laboratorio en una lata de latón, se las pesa inmediatamente, se las mete en agua y, por último, se dejan cuarenta y ocho horas en un recipiente saturado de agua.

Después de la saturación total se secan rápidamente y se pesan. El déficit de agua se calcula con la siguiente fórmula:

$$\frac{\text{agua de saturación}-\text{agua inicial}\times 100}{\text{agua de saturación}}=\%\ \text{del contenido máximo de agua (déficit de agua)}$$

Fuerza de succión. Algunas plantas tienen la capacidad de arrancar del suelo incluso pequeños restos de agua bajo condiciones de deficiencia en agua y sequedad elevada.

Esto puede suceder, por una parte, por desarrollo de raíces poderosas, profundas y muy ramificadas, por formación de un sistema de transporte en raíces y vástago muy eficaz, y, por otra parte, por aumento de la fuerza de succión de las raíces y de la presión osmótica de la planta.

ELLENBERG (1939) ha construido curvas anuales de la fuerza de succión del suelo en distintas subasociaciones del *Querco-Carpinetum* del noroeste de Alemania. Se caracterizan por oscilaciones relativamente pequeñas y valores extremos bajos.

MOURAVIEFF (1959, 1961) y REHDER (1961) han realizado medidas de la fuerza de succión con el método de Schardakow en las comunidades mediterráneas.

Las especies estudiadas por REHDER en el *Quercion ilicis* (*Quercus ilex, Phillyrea angustifolia, Viburnum tinus, Smilax aspera, Ruscus aculeatus* y *Pistacia lentiscus*) mostraron valores osmóticos sensiblemente superiores en la garriga clara, fuera de su propio ambiente. Pero tal como indica REHDER, los valores de succión obtenidos por el método Schardakow son probablemente demasiado elevados.

A través de investigaciones paralelas de la fuerza de succión y del valor osmótico, se deduce que los valores de succión son superiores a los osmóticos y que presentan oscilaciones mayores.

Las medidas de MOURAVIEFF de la fuerza de succión de las raíces en el *Brachypodietum phoenicoidis* (denominado erróneamente *B. pinnati*) dieron valores superiores de la presión de succión en las plantas con sistema radical extenso, y menor para las de raíz axonomorfa que penetran profundamente en el suelo. Los valores varían mucho con el grosor de la raíz; sorprendentemente, la pérdida de agua aumenta con la profundidad, de modo que las raíces profundas son las más secas. La parte superior de las raíces, junto con la base del tallo, presentan la menor pérdida de agua.

Valor osmótico (concentración del jugo celular). Para determinar el suministro de agua en la comunidad, se utiliza frecuentemente la medida de la concentración del jugo celular. Tiene la ventaja de poderse determinar fácilmente y además es apropiada para su valoración ecológica y sinecológica y para comparaciones.

El impulso para su utilización en estudios de campo lo dio H. WALTER en su «Hydratur der Pflanze» * (1931). Ya en el mismo año se investigaron con más precisión las condiciones osmóticas de una serie de plantas esclerofilas de las co-

* «Hidratura de la planta». (*N. del T.*)

munidades vegetales en torno a Montpellier y se construyeron curvas anuales de los valores osmóticos (Br.-Bl. y Walter, 1931). Como consecuencia, se ocuparon numerosos investigadores de la hidratura de las plantas en las latitudes y condiciones vitales más diversas, tanto en comunidades naturales como en las de cultivos.

Desde un principio debe señalarse que determinaciones aisladas más o menos ocasionales del valor osmótico no tienen mucha significación. Las curvas diarias son también ecológicamente poco concluyentes, ya que las oscilaciones diarias son generalmente pequeñas, incluso llegan a ser mínimas en las plantas alpinas en otoño. En cambio, las curvas anuales dan un buen punto de vista acerca de

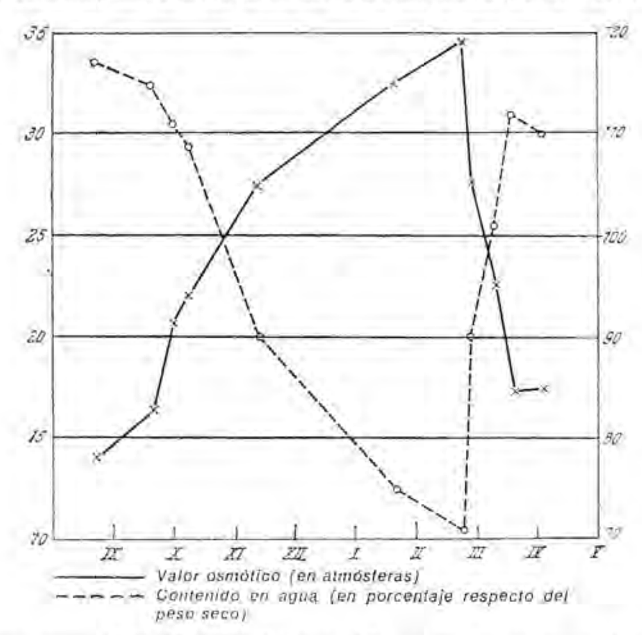


Fig. 305. Curso anual del valor osmótico y del contenido en agua de *Loiseleuria procumbens* en el Patscherkofel junto a Innsbruck, 1900 m (Pisek, 1960).

las complicadas relaciones del balance hídrico de las especies y las comunidades. Ayudan a caracterizar ecológicamente las distintas comunidades y las regiones climáticas. No sólo existen a veces diferencias considerables entre las especies particulares sino también entre distintas comunidades. Sin embargo, dentro de una misma asociación, hay grupos de especies con curvas anuales semejantes que son reflejo de las condiciones hídricas de la comunidad.

La concentración del jugo celular depende del contenido de las células en agua y en sustancias osmóticamente activas (azúcar, iones Cl y Na, etc.). Aumenta con el contenido en electrólitos del jugo celular. Desciende al aumentar el contenido de agua y aumenta al disminuir éste.

Esto es muy claro al comparar las curvas anuales del valor osmótico y el contenido en agua de *Loiseleuria procumbens* (según Cartellieri, de Pisek, 1960, pág. 443, recopilado; Fig. 305).

Los halófitos que contienen sal alcanzan valores extremos, que con una deficiencia simultánea de agua pueden superar con mucho las 100 atm. Pero

incluso los xerófitos del pastizal seco de la Alemania media dan valores poco inferiores a los de los halófitos extremos. VOLK (1937) ha determinado durante un período seco de diecisiete días en el pastizal de *Carex humilis* y *Stipa capillata,* en las laderas del valle del Main, junto a Würzburg, valores de 102 atm en *Aster linosyris,* 85 en *Potentilla arenaria* y 80 en *Carex humilis.*

En las especies del pastizal del *Xerobromion* y del *Festucion vallesiacae* resistentes a la sequía, las oscilaciones de 20 a 30 atm, y aún más, son frecuentes.

La investigación realizada por SOROCEANU (1936) del valor osmótico de las especies más importantes del pastizal del *Brachypodietum phoenicoidis* de Montpellier dieron dos máximos en la curva, uno en invierno y otro en pleno verano. A pesar de la gran sequedad estival, no se presentan aquí nunca, ni siquiera aproximadamente, máximos como los del pastizal seco de Alemania media. Según SOROCEANU, *Brachypodium phoenicoides* y *Bromus erectus* tienen en primavera de 11 a 12 atm, en verano de 24 a 28 y en invierno de 20 a 22. Las demás plantas perennes varían entre 8 y 10 atm en primavera, de 15 a 18 en verano y alrededor de 15 en invierno.

Incluso en el *Brachypodietum ramosi* de la garriga desnuda, marcadamente xérico, el máximo de las especies perennes en pleno verano supera raramente las 30 ó 35 atm. Por lo demás, la asociación es en el aspecto hídrico muy distinta del *Brachypodietum phoenicoidis,* lo que se manifiesta especialmente en las curvas de las plantas anuales, que son las que predominan en número de especies; dichas curvas tienen un curso bastante horizontal y presentan una interrupción en la vegetación de cinco meses.

Las curvas anuales son muy horizontales si está asegurado permanentemente un suministro abundante de agua, como en el *Sphangion fusci* de la turbera alta, o si se trata de especies cuyo óptimo osmótico cae en la época principal de vegetación y en el invierno disfrutan de la protección de la nieve (*Rhododendron ferrugineum*). La amplitud anual de las especies de una comunidad de *Sphagnum* investigadas por FIRBAS (1931) alcanzó un máximo de 8 atm en *Vaccinium uliginosum;* todas las demás especies investigadas dieron oscilaciones anuales aún menores.

Frente a los valores determinados para la Europa media y meridional, las medidas realizadas por TADROS (1936) en el desierto de Libia en plantas no halófitas, que oscilaban entre 15 y 50 atm, pueden considerarse como modestas. Las medidas de HARRIS-WALTER y KILLIAN y FAUREL (1933) dieron también como resultado que los valores osmóticos de la vegetación del Sáhara (excepto los halófitos) no son superiores a los de nuestras plantas de bosque y de pradera.

SVESHNIKOVA (1963) encontró valores estivales entre 40 y 55 atm en *Festuca sulcata,* especies de *Stipa* y *Kochia prostrata* de la estepa desértica de Kazakhstan.

Paralelamente a la elevación de la concentración del jugo celular, se suceden modificaciones anatomomorfológicas. Así, las hojas de algunas especies (*Smirnowia* en el Kara-Kum y *Encelia farinosa* en Arizona) van siendo cada vez menores y más xeromorfas a lo largo del verano al aumentar la sequedad (WALTER, 1932).

La vegetación halófita se comporta de un modo totalmente distinto a la regla. La elevación del valor osmótico se basa aquí en un aumento en el contenido de sales fácilmente solubles, sobre todo de cloruros. El 80%, y aún más, del valor osmótico de los euhalófitos está determinado por un almacenamiento de cloruros (Fig. 306).

En las tierras saladas litorales de Norteamérica el promedio de los valores osmóticos es 19 atm superior que en las plantas de las lagunas de agua dulce.

Las modificaciones del valor osmótico de una misma especie en comunidades de suelos con distintos contenidos en sal podrían considerarse también casi

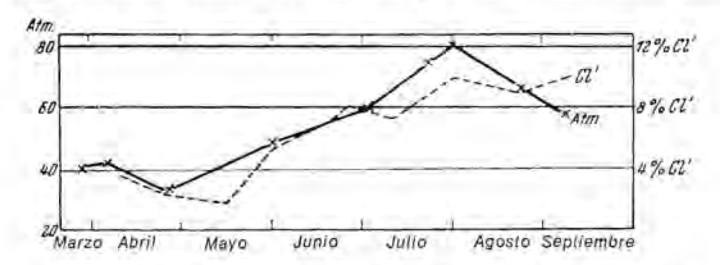


Fig. 306. Paralelismo entre el contenido en cloruros del suelo y el valor osmótico de *Salicornia fruticosa* en el *Salicornietum fruticosae* junto a Montpellier (según Adriani, 1934).

siempre debidos a las diferencias en el porcentaje de cloruro del jugo vacuolar. La disminución del valor osmótico de una planta halófita no puede considerarse por ello como un indicador climático, sino como indicador de la disminución del contenido en sal del suelo; la influencia del clima es ahí menos aparente, pues *Arthrocnemum glaucum* no alcanza en el límite septentrional del Sáhara valores superiores a los de las lagunas salobres en el golfo de León.

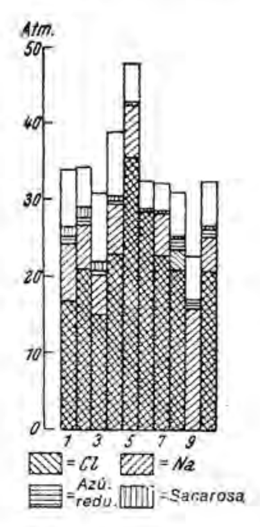


Fig. 307. Valor osmótico y composición del jugo celular de plantas de los cenagales salinos americanos (según Steiner, 1934).

1 Spartina glabra, 2 S. patens, 3 Distichlis spicata, 4 Juncus gerardi, 5 Salicornia mucronata, 6 S. europaea, 7 Plantago decipiens, 8 Atriplex hastata, 9 Aster subulatus, 10 Limonium carolinianum

A lo largo de los períodos secos aumenta mucho el valor osmótico de las plantas halófitas. *Juncus subulatus* y *Halimione portulacoides* del *Salicornietum fruticosae* de Montpellier alcanzaron ya antes de empezar el verano las 105 atm. En el desierto salado norteamericano y en *Limonium gmelini* de la región iranocáspica se midieron concentraciones aún mayores del jugo celular (superiores a 150 atm).

Sin embargo, el aumento en la concentración del jugo celular no es de ningún modo una adaptación a las condiciones desfavorables, sino un signo de peligro. Máximos extremos en tiempos de crisis en el suministro de agua indican siempre un fallo en la economía hídrica.

Las especies cuya curva asciende también poco durante las épocas secas, están mejor adaptadas a las condiciones del hábitat que las que presentan cambios bruscos.

Curvas osmóticas anuales. Las curvas osmóticas anuales de cuatro especies arbustivas de *Erica* del sur de Francia (*Erica multiflora, E. arborea, E. scoparia* y *E cinerea*) constituyen una importante confirmación de este aspecto.

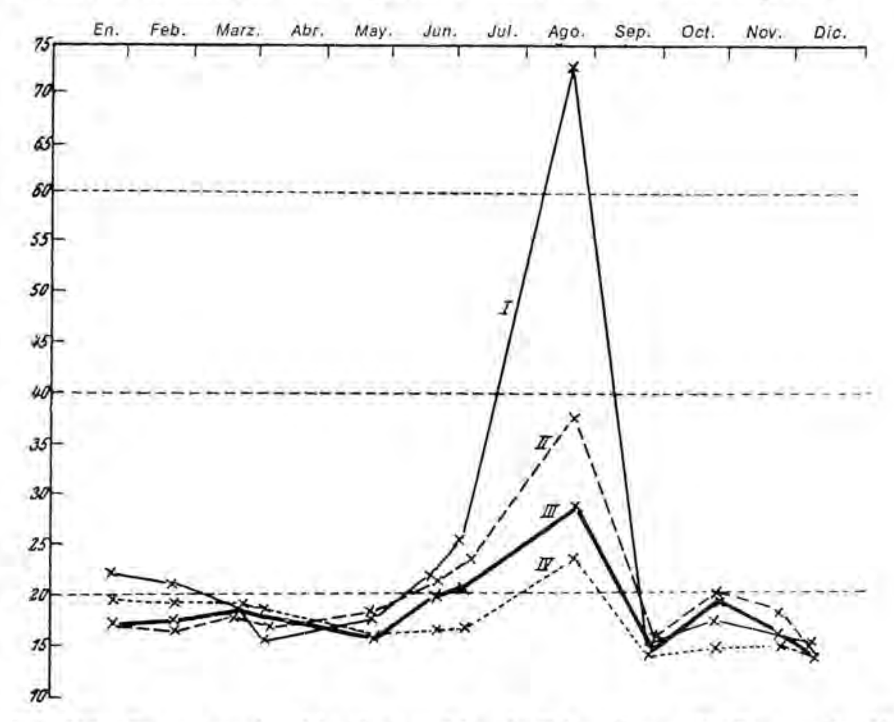


FIG. 308. Curvas anuales del valor osmótico de *Erica cinerea* (*I*), *E. scoparia* (*II*), *E. arborea* (*III*) y *E. multiflora* (*IV*) (según GIROUX, 1936).

Las cuatro especies divergen mucho fisiológica y ecológicamente, esto es, en relación con la economía hídrica (véase Fig. 308).

Erica cinerea, uno de los componentes principales de las landas irlandesas y del noroeste ibérico, penetra hasta el suroeste de Noruega, y es una rareza en la Francia mediterránea; aparentemente es una reliquia. El vértice, elevado y agudo de la curva (máximo, 72,8 atm) indica que la planta está en peligro durante el verano en la región mediterránea. *Erica cinerea* es una especie ecológicamente mal adaptada al hábitat mediterráneo y es poco resistente a la sequedad.

En contraposición a ella, aparece *Erica multiflora* del *Rosmarino-Lithospermetum,* típicamente eumediterránea, que es muy poco sensible a la sequedad;

presenta una curva anual muy equilibrada, que casi no aumenta, incluso en pleno verano (máximo, 24,1 atm).

Entre ambos extremos se encuentran los valores de *Erica arborea,* extendida en la parte húmeda y subhúmeda de la región mediterránea y que roza todavía la frontera suiza en Chiavenna, y de *Erica scoparia,* que llega más lejos, hasta la cuenca de París, y es frecuente en la provincia atlántica. Su baja adaptación climática se explica por las grandes oscilaciones de la curva osmótica.

En las curvas del valor osmótico se manifiestan también las características climáticas de una región. La figura 309 da las curvas típicas de tres arbustos de distintas regiones climáticas.

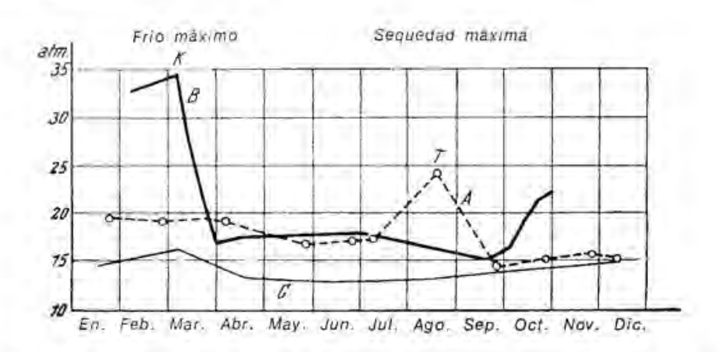


FIG. 309. Curvas anuales típicas del valor osmótico en un arbusto mediterráneo, uno nórdico-altoalpino y otro atlántico.

A *Erica multiflora* en el *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum* de Montpellier, 80 m (GIROUX)

B *Loiseleuria procumbens* en el *Loiseleurio-Cetrarietum* del Patscherkofel en Innsbruck, 1900 m (CARTELLIERI)

C *Ulex europaeus* en Bélgica (ANSIAUX)

La curva *A* indica el curso de *Erica multiflora* en el *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum* del sur de Francia, con un máximo moderado en verano, y la curva *B* corresponde a *Loiseleuria procumbens* en el *Loiseleurio-Cetrarietum,* bajo condiciones vitales desfavorables en invierno en las crestas expuestas al viento en los altos Alpes. Según las inflexiones de la curva de los valores osmóticos, la época de mayor peligro por el frío o la sequedad se ve directamente, y de la comparación de varias curvas de la misma especie en distintos hábitats puede también deducirse si una especie se encuentra en su óptimo sociológico y en qué grado. Si es este el caso, las curvas anuales presentan también en los años desfavorables un curso mucho más equilibrado e inflexiones menores que fuera de su esfera vital normal.

Así, la oscilación anual de *Viburnum tinus* en el *Quercetum ilicis,* entre cuyas especies características se encuentra, es inferior a 20 atm, y en el *Quercetum cocciferae* más luminoso supera 28,1 atm. El máximo absoluto a lo largo de cuatro años de *Quercus ilex* en el encinar alcanzó 28,5 atm, y una sola medida comparativa en hábitat rocoso dio, en cambio, 36 atm (el 15 de agosto).

La curva bien equilibrada de *Ulex europaeus* en Bélgica (ANSIAUX, 1949, página 37) no es ningún argumento en contra del punto de vista anterior, tal como parece considerar el autor. La curva concuerda muy bien con las condi-

ciones favorables de precipitaciones y temperaturas del año de la investigación; 1949 hubiese dado, sin ninguna duda, una curva distinta [1].

Los arbustos mediterráneos siempre verdes tienen siempre curvas osmóticas que transcurren durante todo el año bajas y planas (Fig. 310), y el máximo estival tampoco representa una subida brusca. Las especies de origen atlántico, como *Erica cinerea*, se comportan de otro modo (véase Fig. 308).

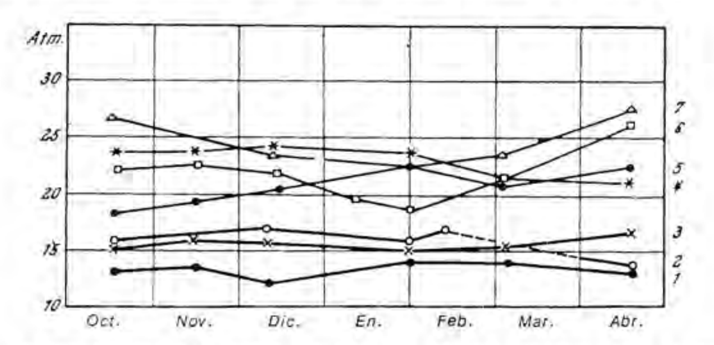


FIG. 310. Curva invernal del valor osmótico de plantas mediterráneas siempre verdes (de BR.-BL. y WALTER, 1931).

1 Thymus vulgaris, 2 Lonicera implexa, 3 Cistus albidus, 4 Pistacia lentiscus, 5 Quercus coccifera, 6 Quercus ilex, 7 Phillyrea angustifolia

Espectro osmótico de la comunidad. Para representar las condiciones osmóticas dentro de una comunidad determinada puede utilizarse el espectro osmótico de la comunidad introducido por PISEK, SOHM y CARTELLIERI, que recuerda a un espectro óptico (véase Fig. 311).

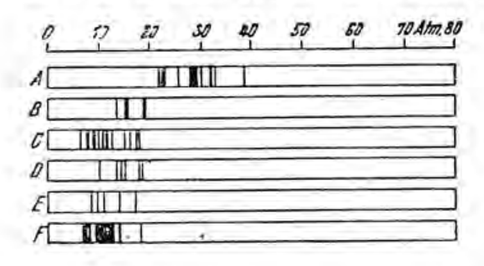


FIG. 311. Espectros osmóticos de algunas comunidades de halófitos (según STEINER, 1934). *A* Marisma salina, *B* Zona marginal, *C* Marisma salobre, *D* Matorral marginal, *E* Duna de arena, *F* Turbera baja.

STEINER da espectros de este tipo para una serie de comunidades norteamericanas de halófitos. Para cada especie se representa con una raya vertical el

[1] La curva anual (1943) de *Ulex europaeus*, una especie atlántica, se desarrolla igual que la de los subatlánticos *Sarothamnus scoparius*, *Genista pilosa* y *Teucrium scorodonia*, muy regularmente, y presenta pocas inflexiones con un máximo poco acentuado a finales de invierno (ANSIAUX, 1949).

LEMÉE (1949) obtuvo para *Ulex* en los Monts-Dores (Auvernia), a 1040 m, una curva muy semejante pero algo más elevada. Los máximos parecen coincidir con un aumento de la sequía (hay que tener también en cuenta que los brotes recién desarrollados tienen siempre un valor osmótico más alto).

Su distribución geográfica muestra que la especie es muy sensible a la sequía, lo mismo que el hecho de que incluso en Irlanda occidental haya sufrido mucho durante el verano seco de 1949.

valor promedio en atmósferas de todas las observaciones. La amplitud y la dispersión de las líneas del espectro son una buena característica de las condiciones osmóticas de las especies de una comunidad.

Para que pueda realizarse una comparación entre los distintos espectros, debe intentarse que las muestras incluyan más o menos equitativamente a todos los valores, desde los inferiores a los superiores.

Resumiendo, puede decirse que la capacidad de las especies y las comunidades para soportar una sequedad intensa no puede explicarse exclusivamente por adaptaciones morfológicas, sino que residen mucho más, en primer lugar, en la estructura plasmática de las especies. En la lucha por el agua juegan un papel decisivo las particularidades de las raíces, junto al contenido celular.

Determinación del valor osmótico. La determinación del valor osmótico de las plantas tiene lugar generalmente según el método crioscópico desarrollado por H. WALTER, en el que se obtiene el jugo celular exprimiendo las partes vegetales, muertas previamente por acción del calor.

CAPPELLETTI (1939) y ANSIAUX (1944) han propuesto unas mejoras del método. El segundo enfría el jugo celular haciendo pasar un flujo de aire o anhídrido carbónico enfriado.

SUSPLUGAS, PELINARD y CAZOTTES (1949) utilizaban el cloroformo para interrumpir la acción de la diastasa y obtener abundante jugo celular de las partes vegetales tratadas. Se añaden 3 cm^3 a las partes del vegetal introducidas en un tubo de ensayo, se cierra con un tapón de corcho y con parafina y el material vegetal se mezcla con los vapores de cloroformo. Después de media hora se dejan las partes vegetales al aire durante algunos minutos y se exprime el jugo por el método usual. La cantidad de jugo obtenido es considerablemente superior a la obtenida por ebullición de las partes vegetales.

Método plasmolítico. MOURAVIEFF (1958) en sus investigaciones de la hidratura en las comunidades mediterráneas utiliza otro método para determinar el valor osmótico. Determinó el valor plasmolítico de todas las especies de un representante del *Brachypodietum phoenicoidis.* El método permite seguir la morfología celular y la reacción del protoplasma.

Sus medidas, realizadas tanto en células epidérmicas como de los estomas, las llevó a cabo en la época de sequía estival máxima, con fuerte insolación y elevadas temperaturas. Los valores obtenidos concuerdan bien con los del método crioscópico.

El espectro osmótico de todas las especies de la combinación característica de especies del *Brachypodietum* mostró valores semejantes o por lo menos no muy distintos. 0,75 a 1,40 *Opl*[1] mol de glucosa (de las células epidérmicas), mientras que en oscilaciones ocasionales se dieron valores de 0,40 a 2,0, MOURAVIEFF obtuvo un valor cinco veces superior para *Pistacia lentiscus* que para *Cistus albidus,* especie que sólo presenta un *Opl* de 0,45 a 0,50. Hay que recordar que *Pistacia lentiscus* diverge de las demás especies arbustivas por una transpiración muy elevada (ROUSCHAL; véase pág. 520).

Si simultáneamente al valor osmótico se mide también el contenido en agua, se obtiene una mejor idea del estado hídrico y del balance hídrico de las espe-

---

[1] *Opl:* valor osmótico de la disolución que después de estar diez minutos en contacto determina la plasmólisis límite del 50% de las células epidérmicas. Se considera coincidente con el valor osmótico simultáneo del jugo celular.

cies y sus modificaciones. Ambos factores oscilan casi siempre de un modo recíproco, ya que la concentración del jugo celular es paralela al valor osmótico, esto es, aumenta al disminuir la absorción de agua (TRANQUILLINI, 1958).

Asimilación. Entre la transpiración, el valor osmótico y la asimilación se establece una determinada relación. La asimilación es paralela a la transpiración, en líneas generales, lo que está relacionado con el suministro de CO_2 por apertura de los estomas. La disminución del consumo de agua corresponde a una caída en la concentración del jugo celular.

La asimilación de anhídrido carbónico es de la mayor importancia en la biosíntesis. La fotosíntesis necesita grandes cantidades de CO_2. En un bosque de picea el consumo de CO_2 puede superar al suministro total a partir del aire y del suelo, y aún mayor es el déficit de anhídrido carbónico en el hayedo.

El contenido en anhídrido carbónico del aire está sometido a oscilaciones diarias y estacionales. Las oscilaciones más intensas coinciden con la primavera. La concentración de CO_2 es máxima en otoño. Las oscilaciones diarias muestran unos cambios bruscos, pero son distintas para cada comunidad vegetal.

HUBER (1947) ha realizado medidas de intercambio gaseoso en poblaciones vegetales, que parecen apropiadas para estudiar el intercambio de vapor de agua y anhídrido carbónico.

Trata profundamente (1953) la influencia de la vegetación en las oscilaciones del contenido de CO_2 en la atmósfera y asegura que, como consecuencia de la asimilación vegetal, el contenido de anhídrido carbónico atmosférico del aire es durante el día inferior en la cercanía del suelo que en los estratos superiores de la atmósfera.

Tal como ha mostrado GUT (1929), el contenido en CO_2 desciende en el interior del bosque desde la mañana al mediodía, correspondientemente al consumo de anhídrido carbónico por las plantas. El mínimo se alcanza aproximadamente entre las once y las doce. A lo largo de la tarde vuelve a aumentar el contenido de CO_2, mientras que la asimilación disminuye simultáneamente.

El resumen siguiente pone de manifiesto las oscilaciones diarias a distintas alturas en el interior de una población de picea junto a Zürich.

TABLA 70. *Contenidos máximo y mínimo de* CO_2 *en el aire (en millonésimas de volumen) en una población de picea el 28 de abril* (según GUT, 1929)

	Máximo	Mínimo	Diferencia
26 m sobre el suelo	536 (19 h 24 min)	166 (11 h 06 min)	370
18 m sobre el suelo	388 (7 h 14 min)	162 (11 h 25 min)	226
13 m sobre el suelo	380 (7 h 23 min)	196 (11 h 34 min)	184
5 m sobre el suelo	376 (7 h 31 min)	178 (10 h 38 min)	198
1 m sobre el suelo	350 (7 h 41 min)	184 (11 h 53 min)	166
0 m sobre el suelo	360 (7 h 49 min)	132 (10 h 56 min)	228

El contenido en CO_2 en el hayedo aumentó a finales de marzo de 152 a la una, hasta 576 a las 17,48 h.

GESSNER (1932) ha estudiado detenidamente la influencia de la actividad asimiladora de poblaciones enteras de plantas acuáticas sobre el quimismo del

agua y sus oscilaciones diarias. Demostró que la variación en la saturación de oxígeno durante veinticuatro horas oscila entre el 50 y el 100% (Fig. 312).

La curva del anhídrido carbónico muestra un comportamiento precisamente inverso al de la curva de oxígeno (véase también IVERSEN, 1929).

La asimilación del haya es muy activa en primavera. Dos quintos de las necesidades de hidratos de carbono de la copa provienen de las reservas del tronco, mientras que los tres quintos restantes son el resultado de la asimilación de anhídrido carbónico (GÄUMANN, 1935, pág. 329).

En la silvicultura práctica debe tratarse cada población de modo que la concentración de CO_2 atmosférico se incremente el máximo posible y que las reservas de CO_2 se utilicen al máximo posible. Aquí coincide la investigación puramente ecológica con la estructural y fitosociológica.

FIG. 312. Oscilaciones en el quimismo del agua bajo la influencia de la asimilación de una población de *Ranunculus baudoti* (según GESSNER, 1932).

———— Contenido en oxígeno en % de saturación en la población de *Ranunculus baudoti* en el el lago Hidden.

- - - - - - - - Contenido en oxígeno en agua libre en el agua de Bodden.

+ + ——— Contenido en ácido carbónico en mg/litro en la población de *Ranunculus baudoti.*

La capacidad de adaptación de la especie determina si su ciclo vital se desarrolla más o menos completamente, caso de que el factor luz sea mínimo. Si no se tiene esta capacidad de adaptación, quedará normalmente sin florecer ni fructificar.

Es digno de mención que las plantas alpinas, así como también *Pinus silvestris* y *Picea abies,* asimilan CO_2 incluso a temperaturas bastante por debajo de cero grados. Algunos líquenes de hábitats alpinos pueden asimilar incluso a una temperatura de -24 °C en el talo (O. L. LANGE, comunicación no publicada).

Algunas especies presentan curvas diarias de asimilación con varios picos. Entre la intensidad de asimilación y el déficit de agua existe una cierta correlación (UNGERSON y SCHERDIN, 1962).

GANGOLEVA (1962) realizó investigaciones radiométricas de la asimilación a grandes altitudes, en el Pamir oriental entre 2300 y 4780 m. Con la altitud se manifestó un aumento en la intensidad de asimilación hasta los 3860 m, pero más arriba la asimilación varió muy poco; en algunas especies se pudo incluso comprobar un descenso en la intensidad. Las distintas especies mostraron diferencias significativas. Frente a *Potentilla pamiroalaica,* con un máximo de 86, se encuentra *Swertia marginata,* con un máximo de 290 mg CO_2/g y hora de sustancia seca.

Sin embargo, para una medida intachable de la fotosíntesis hace falta un aparato complicado tal como lo han descrito STOCKER y VIEWEG (1960).

El «Handbuch der Pflanzenphysiologie», tomo V (TRANQUILLINI, HUBER, STOCKER, PISEK, STÅLFELT y otros) da una recopilación de las condiciones de asimilación y a él remitimos.

Períodos anuales de asimilación. CARTELLIERI (1935) ha investigado durante más de un año la asimilación de arbustos enanos alpinos en sus comunidades naturales a 1900 m, algo por encima del límite del bosque, junto a Innsbruck, en relación con medidas del valor osmótico, del contenido hídrico y de la transpiración. La asimilación se inicia ya por la mañana, a temperatura baja y con poca luz. Al mediodía disminuye la asimilación del CO_2 en casi todas las especies, incluso cuando el cielo está claro, hecho que puede coincidir con el mínimo de anhídrido carbónico determinado al mediodía por GUT. Los valores máximos de asimilación se alcanzaron en la primera quincena de septiembre con intensidad submáxima de luz. En el otoño tardío se mantienen bastante constantes los valores de asimilación, hasta que llegan los primeros fríos, que hacen disminuir la asimilación y la cesión del agua. Las pérdidas de agua en invierno no pueden sustituirse a partir del suelo helado, por lo que los estomas permanecen cerrados y no se asimila tampoco el CO_2. Aproximadamente a finales de marzo vuelve a iniciarse la asimilación. Si durante algunos días cálidos desciende el valor osmótico, la transpiración y la asimilación aumentan lentamente. Poco más tarde, cuando se abren las yemas foliares (incluso bajo la capa de nieve), la transpiración y la asimilación alcanza de nuevo valores considerables.

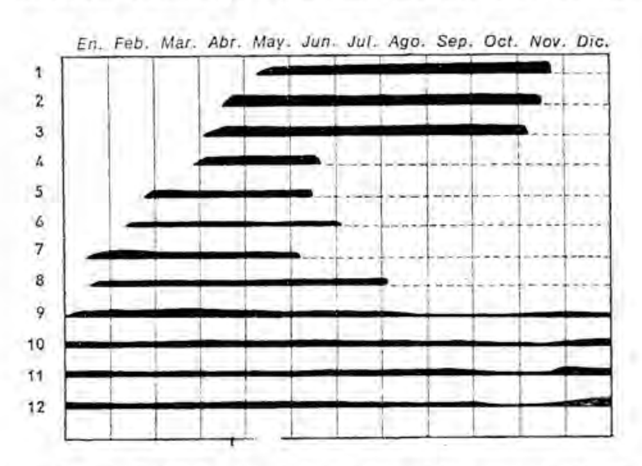


FIG. 313. Período de asimilación de especies típicas del bosque inglés de *Quercus robur* (según SALISBURY).

1 Quercus robur
2 Carpinus betulus
3 Corylus ovellana
4 Anemone nemorosa
5 Arum maculatum
6 Scilla nutans
7 Ficaria verna
8 Ranunculus auricomus
9 Primula acaulis
10 Ajuga reptans
11 Galeobdolon luteum
12 Glechoma hederacea

El cembro (*Pinus cembra*) en su estadio joven inicial se comporta de distinto modo, tal como ha mostrado TRANQUILLINI (1959). Alcanza ya su período de

rendimiento máximo a 2070 m en el valle de Ötz a finales de mayo y se mantiene hasta el desarrollo de los vástagos en julio. Al quedar cubiertos por la nieve o al congelarse el suelo en la rizosfera de los árboles jóvenes, finaliza la asimilación de CO_2.

La asimilación de CO_2 de los arbustos enanos subalpinos parece ser considerablemente inferior a la de los xerófitos centroasiáticos, caso de que los datos de KOSTYTCHEW y colaboradores se vean confirmados. La asimilación superficial máxima da aproximadamente los mismos valores que en las plantas siempre verdes del Sáhara argelino y de los países mediterráneos, así como en las especies herbáceas del Artico y en los árboles tropicales.

Sin embargo, tal como señalan MILNER, HIESEY y NOBS (1958), en el momento de estudiar los valores fotosintéticos hay que tener siempre en cuenta el distinto comportamiento de las razas climáticas.

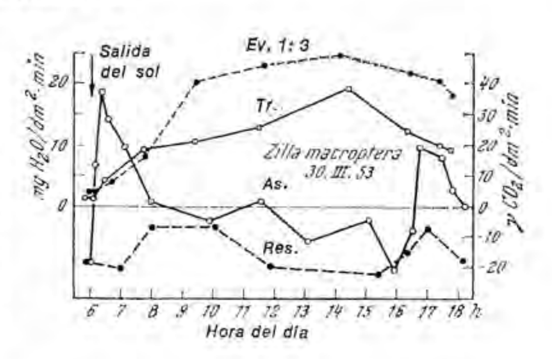


FIG. 314. Curso diario del exceso de asimilación (*As*), de la respiración en la oscuridad (*Res*), de la transpiración (*Tr*) y de la evaporación (*Ev*, a escala 1:3) en *Zilla macroptera*. Desierto limoso seco en Beni-Ounif en marzo. Todos los valores están referidos a la superficie total (caras superior e inferior) (según STOCKER, 1954).

SALISBURY (1925) ha representado gráficamente los períodos anuales de actividad asimiladora en el bosque de *Quercus robur*. Diferencia cuatro estadios temporarios de desarrollo o tipos.

Un tipo prevernal, que asimila de febrero a junio (*Ranunculus, Ficaria, Anemone nemorosa, Corydalis,* etc.); un tipo verde en verano, que asimila durante todo el verano; un tipo verde en invierno, que asimila continuamente todo el año (*Galeobdolon, Ajuga reptans,* etc.) y un tipo siempre verde (*Hedera, Vinca,* etc.) (Fig. 313). El tipo prevernal corresponde al aspecto primaveral, mientras que el tipo verde en verano determina el aspecto estival y el verde en invierno, el invernal. La separación entre los aspectos primaveral y estival reside en el desarrollo del follaje. La «fase de luz» sin hojas disfruta de una intensidad luminosa del 40 al 60%, y con el follaje desciende frecuentemente la intensidad del aspecto estival por debajo del 1% de luminosidad relativa.

ECKARDT ha obtenido curvas diarias en la garriga junto a Narbona, en distintas estaciones del año, y siempre en días sin nubes. Durante la época primaveral de lluvias (finales de mayo), las especies xeromorfas del *Rosmarino-Lithospermetum, Rosmarinus officinalis* y *Staehelina dubia* dieron curvas diarias muy regulares y linealmente ascendentes; por el contrario, las especies algo menos xéricas, como *Teucrium flavum, Coronilla glauca* y también *Bupleurum fruticosum,* mostraron ya por la mañana un rápido y marcado descenso de la transpiración.

En general, en la época de la sequía estival, se asimilaba casi exclusivamente muy temprano, por la mañana.

Desde ILJIN (1915), HARDER, FILZER y LORENZ (1931) han sido varios los autores rusos que han realizado trabajos acerca de la fotosíntesis de las plantas esteparias y desérticas. STOCKER (1960) ha recopilado más recientemente estos trabajos y los ha discutido críticamente en base a investigaciones propias en el Sáhara. El repentino aumento de la asimilación al amanecer, tal como puede verse en la figura 314, es muy característico del desierto.

Hay que desear más espectros de asimilación de distintas asociaciones.

C) Competencia

La lucha de las plantas y sus comunidades por su persistencia, espacio, luz y alimentos se pone de manifiesto, en primer lugar, por los desplazamientos de



FIG. 315. Competencia interna. *Pinus laricio* rodeado y oprimido por cinco hayas jóvenes en el bosque montano de Córcega. (Foto JANSEN, Excurs. S.I.G.M.A.)

especies e individuos que conducen a variaciones en el equilibrio dominante de especies, a modificaciones en los límites de la comunidad y, por último, a la sustitución de una comunidad por otra (véase sucesión, pág. 600).

Hay que distinguir entre competencia interna, que se desarrolla dentro de una comunidad equilibrada sin modificaciones considerables del hábitat, y los cambios de vegetación, que se deben a modificaciones manifiestas en el ecosistema abiótico.

Variaciones en el complejo del hábitat inducen sucesiones de la vegetación, que conduce de unas comunidades vegetales a otras. Pero también las variacio-

nes internas en la constelación de especies, determinadas por las manifestaciones vitales de los miembros de la comunidad, pueden conducir en último término a modificaciones en la vegetación; no existe un límite definido entre ambas.

La competencia puede establecerse de un modo puramente mecánico, por desplazamiento, recubrimiento o aplastamiento del más débil por el más fuerte (figura 315); esta es la regla en su forma más sencilla, la competencia entre los individuos de la misma especie; o bien, las condiciones climáticas de la residencia ecológica y del suelo varían por acción de la misma vegetación, lo que influye en la fuerza de cada uno de los competidores, aumentándola o disminuyéndola (Figs. 316-7).



FIG. 316. Competencia radical entre pino cembro y alerce sobre una prominencia glaciar con suelo poco profundo, junto al glaciar Morteratsch, 2000 m. (Foto JANSEN.)

Comunidades estables e inestables. La sustitución de una especie por otra, o por varias, no es difícil de seguir en las comunidades alteradas, inestables y en las de cultivo; las causas pueden investigarse fácilmente, aunque no sean visibles directamente.

No sucede así en las comunidades estables, naturales o seminaturales. La vegetación equilibrada, que está en concordancia con los factores externos, posee una marcada fuerza de inercia, que rechaza los elementos extraños a la comunidad (véase pág. 540).

Algo semejante es válido para ciertas comunidades animales. Un zoólogo, H. FRANTZ (1953), escribe acerca de las comunidades vitales naturales muy estables: «Si se altera su estructura por influencias externas, entonces vuelve a

establecerse ésta, u otra, en breve plazo de tiempo. Aparece lo que se llama autorregulación del equilibrio biológico dentro de las comunidades vitales» (l. c., pág. 34).

Dentro de una comunidad permanente estabilizada, oscilaciones periódicas y cuantitativas provocadas climáticamente pueden conducir a la debilitación o desaparición de unas especies, o a la abundante presencia de otra (véase página 492). El conjunto de especies de la comunidad no se ve, a pesar de ello, apenas alterado, siempre que la vegetación se deje abandonada a sí misma; por el contrario, es muy sensible a cualquier influencia antropozoica.

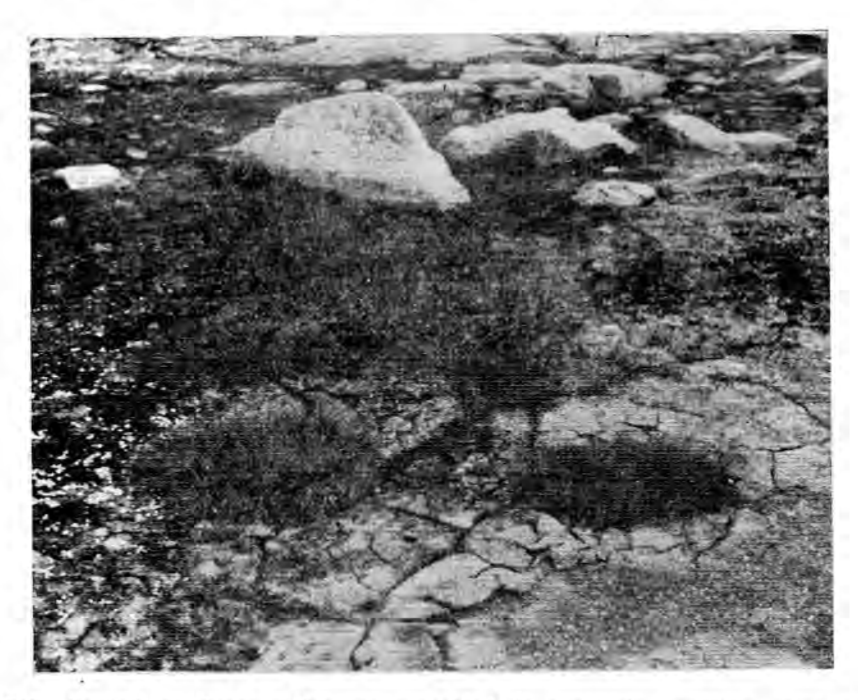


FIG. 317. Pastizal de *Carex rufina* con capacidad de expansión periférica como primer colonizador de un suelo poligonal de ventisquero en las montañas noruegas junto a Voss, 1300 m. (Foto J. LID.)

Competencia entre individuos de una misma especie. La lucha entre individuos de una misma especie es máxima en el estadio de plántula, cuando los individuos están muy juntos y la sociabilidad es alta. Los primeros colonizadores tienen ventaja sobre los que llegan posteriormente; los individuos ya enraizados, con semillas, o extendiéndose vegetativamente, frente a su descendencia (Fig. 317). El punto de partida en la competencia de los individuos está muy influido por la fuerza y rapidez de la germinación de las semillas. Las primeras en germinar mantienen normalmente su ventaja y adquieren la predominancia.

Por tanto, para estimar la capacidad de competencia de una especie hay que considerar siempre también las condiciones de reproducción y de diseminación. Cuanto más densa sea la diseminación, y cuanto mayores sean las dife-

rencias en el tiempo en la aparición de las semillas, mejores serán las posibilidades de los individuos que han germinado primero para ocupar el lugar.

Un metro cuadrado de la asociación de *Suaeda maritima* y *Kochia hirsuta* sobre las dunas de moluscos en las lagunas de Montpellier a principios de mayo contenía alrededor de 2000 plántulas de uno a tres centímetros de la *Suaeda* anual; a finales de otoño disminuyó su número a 6 u 8 plantas con fruto, que cubrían toda la superficie.

Salsola kali (véase pág. 299) se comporta de un modo semejante.

En el *Agropyretum mediterraneum* de las playas de arena contamos en un metro cuadrado 3400 plántulas de *Salsola kali,* muy agrupadas; un solo individuo adulto de la especie puede alcanzar un diámetro superior a un metro. La mortalidad de las plantas jóvenes es enorme.



FIG. 318. *Arthrocnemetum* con penetración vegetativa en una hondonada muy salina del suelo. (Foto P. MEYER.)

SALISBURY (1929) cita como ejemplo un individuo de *Verbascum thapsus* que produjo unas 700 000 semillas, de las que un 88% eran viables y germinaban. No obstante, al cabo de seis meses sólo quedaban 108 de las 600 000 plántulas en un círculo de 10 m alrededor del árbol productor.

En algunas comunidades forestales se trata también de una competencia entre individuos. El clareo natural del bosque debe considerarse como una de sus manifestaciones más significativas. MOROSOW (1920) contó en una hectárea 1 048 660 hayas de diez años. En la población pura de cincuenta años vivían todavía 4460 en la misma superficie y en la de ciento veinte años sólo quedaban 509 troncos. El crecimiento continuo, cerrado y denso del bosque permitía así que sólo una de cada 2000 hayas jóvenes se desarrollara completamente. Según CAJANDER (1925), un pino albar de cincuenta años necesita en

Finlandia un espacio de 2 m^2, a los setenta y cinco años necesita 3,8 m^2, a los ciento veinticinco años 11 m^2 y a los ciento cincuenta años 15 m^2. Por ello, sobre una superficie dada sólo puede desarrollarse completamente un número determinado de individuos de una especie.

La reacción de la cubierta vegetal frente a factores del hábitat, no difícilmente modificables, es sobre todo el objeto de estudio de la Botánica aplicada,



FIG. 319. Hayedo climácico penetrando en una plantación moribunda de pino albar en el Aigoual, 1300 m. (Foto BOLAÑOS y BR.-BL.)

Praticultura, Agricultura y Silvicultura. Los cultivos sometidos al dirigismo del hombre son también más asequibles a la investigación causal que las comunidades poco o nada influidas por el hombre.

Influencia sobre la competividad. A través de acciones artificiales, como siembra, abonado, siega, pastoreo, aprovechamiento de bosques, etc., puede influirse variada e intensamente en la fuerza vital de las distintas especies y también de las comunidades. Todo agricultor está acostumbrado a las modificaciones divergentes de la vitalidad de especies y mezclas de especies, después de haber añadido distintos abonos.

El silvicultor experto ha de poder prever el resultado de sus actuaciones en el bosque, en la vitalidad y producción de las plantas leñosas que compiten. La figura 319 muestra que, de todos modos, las previsiones no se cumplen siempre.

Es más difícil el examen de las interrelaciones en la conjunción natural de los arbustos, hierbas y criptógamas, que se reparten el espacio vital y utilizan los mismos alimentos.

¿Cuáles son los favorecidos; cómo se comportan las distintas especies entre sí? Experimentos en este sentido se encuentran todavía en sus inicios.

Si una planta es separada de su comunidad natural, también desarrollará de otro modo sus procesos vitales; cada especie tiene una reacción específica.

BOYSEN-JENSEN ha obtenido curvas específicas muy distintas para la magnitud de la asimilación de la planta de la mostaza en una plantación artificial muy densa y en una comunidad natural. Las investigaciones de la hidratura de plantas leñosas del sur de Francia dan valores muy divergentes para una misma especie en distintas comunidades (véase pág. 521).

Competencia entre especies en poblaciones de cultivo y de malas hierbas. CLEMENTS (1907, pág. 260) realizó por primera vez investigaciones de la fuerza de competencia en cultivos puros de una especie y en cultivos mixtos de varias especies, bajo un control simultáneo de las condiciones climáticas y edáficas. De todos modos, BONNIER (C. R. Soc. Biol., París, 4.°, 1888) había estudiado mucho antes la capacidad de expansión de los líquenes a costa de los musgos, un tema que fue atacado posteriormente por McWHORTER (Bot. Gaz., 72, 5, 1921) (véase también pág. 560).

SUKATSCHEW (1928) determinó «que las intensas interacciones fitosociales mutuas de los individuos cultivados (distintas razas de *Taraxacum officinale*) modifican totalmente la relativa persistencia de los diferentes biótipos en la lucha por la supervivencia».

VARMA (1938) da curvas de mortalidad de especies de *Silene*, *Papaver* e *Hypericum* en cultivos puros y mixtos. Resultó que determinadas plantas germinaban mejor en cultivos puros que en los mixtos, y que el comportamiento de una especie varía al considerar su competencia con respecto a distintas especies.

Competencia entre las especies en prados artificiales. La competencia entre las especies en la plantación de prados artificiales adquiere una gran importancia práctica. La influencia mutua entre las especies hay que tenerla ya en cuenta al mezclar las semillas.

Mientras que el hombre domina ampliamente los cultivos puros y los puede manejar en distintos sentidos, a la acción racional sobre los cultivos mixtos se le oponen todavía grandes dificultades. CAPUTA (1948) ha realizado estudios experimentales de la fuerza de competencia de las hierbas de prados en Suiza.

Investigó cómo influían entre sí las distintas plantas forrajeras de los prados en lo que concierne a producción, brotación y desaparición, cuando se cultivan bajo las mismas condiciones.

Deben mantenerse separados el factor competencia (características que determinan el desarrollo de la especie) y la fuerza de competencia, factor de competencia modificado por las condiciones ambientales. Esta fuerza de competencia es la que intenta determinarse.

De momento hay que conformarse con averiguar la fuerza de competencia de una sola especie frente a otra; CAPUTA la calcula a través de la relación en peso de la producción en verde de las dos especies en competencia durante los dos primeros años (A+B=fuerza de competencia).

Distingue siete grados de fuerza de competencia:

−3 planta totalmente reducida a expulsada,
−2 fuertemente reducida,
−1 poco reducida,
0 creciendo más o menos armónicamente,
+1 reduce un poco,
+2 muy reductora,
+3 totalmente reductora o expulsora.

Naturalmente, las cifras obtenidas tienen únicamente valor comparativo. Para las especies investigadas se encontraron los siguientes factores de producción y cifras de competencia:

TABLA 71

	Factor de producción	Valor de competencia
Medicago sativa	1,65	4
Lolium italicum	1,15	4
Trifolium pratense	1,00	3
Lolium perenne	0,90	3
Arrhenatherum elatius	0,85	3
Lotus corniculatus	0,85	2
Dactylis glomerata	0,55	2
Phleum pratense	0,40	1
Trifolium intermedium	0,45	1
Festuca pratensis	0,40	1
Trisetum flavescens	0,35	1

El trabajo pone de manifiesto las grandes dificultades que se oponen a la determinación experimental del factor de competencia, incluso cuando el problema se traslada a su denominador más sencillo.

Investigaciones en Norteamérica. CLEMENTS, WEAVER y HANSON (1929) han realizado investigaciones en gran escala con grandes medios, acerca de la competencia y poder de lucha de las especies en los Estados Unidos.

Su trabajo, realizado en parte en condiciones naturales y en parte en el invernadero, tan sólo se extendió a lo largo de cuatro años.

Para la determinación del poder de lucha de dos especies, se sembraron en el invernadero bloques de tierra cuadrados con las dos especies, cuyo comportamiento debía estudiarse. En seguida después de la germinación se trasladaron los bloques a la vegetación natural y por encima se extendió una red cuadrada de alambre. Se siguió durante cuatro veranos el desarrollo aéreo y subterráneo subsiguiente de las dos especies y simultáneamente se midieron también los factores climáticos. La investigación de las raíces se realizó por cortes en el suelo.

De este modo se pudo seguir el comportamiento de muchas parejas de es-

pecies en competencia mutua por espacio y alimento, evitando la presencia de terceras especies.

Experimentos de siembra y plantación semejantes en la región de contacto entre la pradera y el bosque deberían aclarar las condiciones de crecimiento y competencia entre árboles y arbustos, por una parte, y gramíneas, por otra.

A pesar del enorme y largo trabajo, que supone además muchos colaboradores y un instrumental muy caro, los resultados son relativamente modestos. «Competition is purely a physical process» «it arises from the reaction of one plant upon the physical factors about it and the effect of these modified factors upon its competitors» * (l. c., pág. 316).

Esta valoración exagerada de los factores físicos se puede aclarar por lo breve de la investigación, ya que las modificaciones del suelo determinadas por la vegetación se manifiestan a lo largo de lapsos de tiempo mayores.

Experimentos fitosociológicos. El experimento enfocado fitosociológicamente, tal como lo han desarrollado TÜXEN («Angewandte Pflanzensoziologie», muchos trabajos), ELLENBERG (1950, 1952, 1954), KNAPP (1953, 1954, 1961) en las comunidades de malas hierbas de Alemania, da los mejores resultados para resolver las cuestiones de competencia entre las plantas de cultivo y las malas hierbas.

La «Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen» de KNAPP (1954) proporciona una buena revisión, junto a gran número de citas bibliográficas. El trabajo contiene también algunas indicaciones del comportamiento sociológico y la competencia de las especies en las comunidades naturales. Las investigaciones experimentales sobre la competencia se refieren casi siempre a poblaciones artificiales o a comunidades alteradas artificialmente y a la silvicultura, que busca en primer lugar la productividad de las especies arbóreas.

En cultivos de campos experimentales resultó que el grado de cobertura alcanzado por una especie depende en primer lugar de la fuerza de competencia de las demás especies que crecen en la misma parcela (KNAPP y THYSSEN, 1952).

Competencia en comunidades vegetales naturales. En la vida social no alterada de las plantas en el marco natural, su comportamiento ecológico es en principio distinto que en los campos experimentales, donde una o pocas especies pueden resultar favorecidas, mientras que el resto está oprimido o excluido, y donde la dosificación de los factores ecológicos está siempre controlada.

En las comunidades de pedregales y muros, lo mismo que en otras asociaciones muy especializadas, casi no puede hablarse de competencia entre especies, ya que aquí se instauran desde un principio las especies propias del hábitat y el espacio disponible no está con frecuencia ocupado del todo (Fig. 320).

En el *Polypodietum serrati* de las rocas calcáreas sombrías del sur de Francia domina la especie característica *Polypodium serratum* casi sin competencia (si se prescinde de los musgos), y casi no modifica el biótopo una vez alcanza la predominancia, por lo menos en el tiempo correspondiente a la vida de un hombre.

Observaciones realizadas desde hace mucho tiempo en el *Parietarietum diffusae* de las paredes de las calles de Montpellier muestran un gran predomi-

---

* «La competencia es puramente un proceso físico, que surge de la reacción de una planta frente a los factores físicos que la rodean y el efecto de estos factores modificados sobre sus competidores» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

nio constante de la especie nitrófila *Parietaria diffusa*, a la que se unen algunas pocas especies (*Linaria cymbalaria, Erigeron karwinskyanus, Umbilicus pendulinus*) y algunas accidentales. Una iluminación intensa, con un suministro bajo de nitrato, conduce al predominio absoluto de *Phagnalon sordidum*. En las comunidades pluristratificadas aparece claramente el aumento escalonado de la «struggle for life» de las especies, y no es difícil de determinar en las repoblaciones forestales naturales y artificiales.



FIG. 320. Comunidad permanente inicial (*Polypodietum serrati*) en grietas de caliza jurásica junto a Montpellier. (Foto H. MEYER.)

Fuerza de competencia. BORNKAMM (1961) da una corta revisión de los métodos cuantitativos para determinar la fuerza de competencia. Junto al crecimiento relativo, esto es, la producción total, sitúa él en primer plano a la «tensión de la competencia», o sea la relación del número de especies dominantes, fuertes en la competencia, con respecto al número total de especies, como medida de la fuerza de competencia.

Dejamos en suspenso la cuestión de hasta qué punto es esto válido para los

cultivos con su población de malas hierbas. En la naturaleza, el crecimiento relativo

$$C = \frac{\text{producción de materia seca por individuo de la especie A}}{\text{producción de materia seca por individuo de la especie B}}$$

debe ser menos aparente, tener menos significación que la energía de crecimiento de las especies, influida por la forma vital, la vitalidad y la producción de semillas (véase BROUGHAM, 1962).

Ya que a la determinación de la fuerza de competencia en el hábitat natural se oponen muchas dificultades, es comprensible que todavía haya algunos puntos oscuros en este aspecto. Para obtener resultados seguros, los experimentos han de exenderse a lo largo de grandes lapsos de tiempo. También es difícil desenredar el complejo de factores, y la influencia mutua entre las especies se entremete siempre en el experimento.

La comunidad vegetal no es precisamente una función sencilla de su entorno inorgánico ni del comportamiento fisiológico de las especies dadas, sino que al mismo tiempo es el resultado de la interacción entre ellos, difícil de determinar (ELLENBERG, 1960).

Así, por lo pronto, sólo puede tratarse de determinar el comportamiento diferencial de los miembros de la comunidad, determinar los factores ecológicos decisivos conocidos (factores mínimos) y, según ellos, estimar el crecimiento y fuerza de competencia.

Un factor mínimo especialmente importante es la influencia antropozoógena, que se extiende más allá del área habitada por el hombre.

La pradera de las islas Macquarie, aisladas a mitad de camino entre Nueva Zelanda y el Antártico, es una comunidad de *Poa foliosa* densa y pobre en especies, que resultó muy alterada con la introducción de los conejos en 1880. En los claros del pastizal, provocados por el pasto, se desarrollan bien nuevos colonizadores, pero como en la flora faltan especies muy competidoras, podríamos decir de relleno, se oponen dificultades insuperables a una nueva formación de la pradera, e incluso si la pendiente es pequeña, el suelo sufre erosión (COSTIN y MOORE, 1960).

Para estudiar el problema de la competencia en condiciones naturales, lo más fácil es hacerlo en las comunidades pobres en especies, especialmente terofíticas, o hay que limitarse a unas pocas especies del estrato arbóreo o arbustivo especialmente importantes.

Como base comparativa, al igual que KNAPP y THYSSEN (1952), puede tomarse la producción de masa, bajo la que no sólo debemos entender la masa leñosa, tal como se hace en silvicultura.

Tampoco debe olvidarse que el punto de partida de la competencia depende tanto de la energía vital como de la capacidad de reproducción, de propagación y de expansión (formación de grupos, grandes masas de vegetales y policormia) y de la capacidad de conservar un lugar, una vez que éste ha sido ocupado. Las plantas con estolones y los geófitos rizomatosos son los que tienen mayores probabilidades de penetrar e implantarse en comunidades estabilizadas. Recordemos *Cynodon dactylon* o *Spartina townsendi*, geófito rizomatoso que está penetrando en varias comunidades de halófitos en Normandía (pág. 553). Los que forman fascículos densos, especies de *Carex, Festuca, Andropogon, Stipa,* o también las especies formadoras de alfombras, son las mejor capacita-

das para eliminar a las competidoras y formar poblaciones extensas y pobres en especies (véase Fig. 321).

La plasticidad morfológico-ecológica es favorable para la competencia en las plantas (*Pinus silvestris, Cynodon dactylon, Brachypodium ramosum, Nardus stricta, Polygonum amphibium, Hedera helix, Calluna,* etc.). Muy plástico ecológicamente (pero no morfológicamente) es el cosmopolita *Phragmites communis,* que se desarrolla tan bien en las aguas salobres de las costas sureuropeas, como en Asia central, Sudáfrica o en las praderas turbosas prealpinas, bajo el cielo atlántico siempre húmedo, o en la región finlandesa de los lagos.



FIG. 321. *Xerobrometum raeticum stipetosum capillatae* con *Andropogon ischaemum* en la región del Rhin en los Grisones. (Foto STEINMANN.)

WATT (1955) ha demostrado para *Calluna* y *Pteridium vulgare* que la elevada fuerza de competencia de estas especies coincide con su desarrollo óptimo; debido a la menor densidad de las ramas en las plantas viejas y jóvenes, se manifiesta en ellas una disminución de la fuerza de competencia.

Estima de la fuerza de competencia. Lo más fácil para comprender y estimar numéricamente la fuerza de competencia en comunidades naturales inalteradas, tal como señalamos en la página 543, es hacerlo con relación a influencias antropozoicas, cuya dosificación conocemos, o si no en comunidades alteradas. No faltan ejemplos de la influencia selectiva del pastoreo, abonado, siega, pisoteo, regadío, fuego, tala, etc., sobre la composición de especies (véanse páginas 462 a 474).

La fuerza de competencia de las especies en el marco de una determinada comunidad puede estimarse según la producción aérea y subterránea. No obstante, depende mucho del curso del clima.

ZAKARYAN (1930) estudió el comportamiento recíproco de algunas salsoláceas dentro de pequeños cuadrados durante un año. Cada semana se contaron los vástagos, y al mismo tiempo se midió la temperatura y las precipitaciones.

Se investigaron las relaciones de dominancia de *Salsola crassa, Salsola soda, Petrosimonia brachyata, Atriplex incisa, Bassia hyssopifolia, Suaeda splendens* y *Suaeda altissima,* tanto en poblaciones puras como mixtas. La concentración salina del suelo, que aumenta de primavera a verano, es perjudicial para todas las especies, pero en contacto con *Salsola crassa* y *Suaeda splendens* conduce al predominio de *Petrosimonia brachyata,* de crecimiento exuberante, y suprime sus competidores; lo mismo sucede para *Salsola crassa* con respecto a *Salsola splendens.*

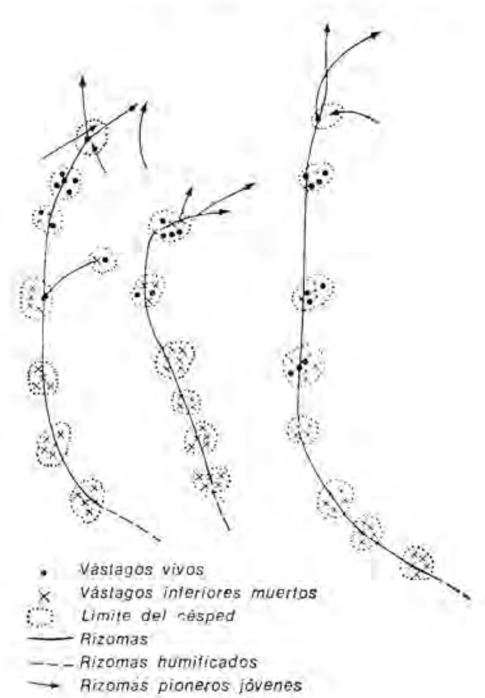


FIG. 322. Sistema de rizomas de *Calamagrostis neglecta* (según KERSHAW 1962).

KERSHAW (1962) se ocupó del potencial de desarrollo de distintas especies en la tundra de *Rhacomitrium canescens* y *Carex bigelowii* en Islandia. Los rizomas de *Carex bigelowii* y *Calamagrostis neglecta* presentan acúmulos de vástagos limitados en el tiempo, de los que salen abundantes brotes, que aumentan las necesidades de espacio de la especie. El rizoma de *Calamagrostis* puede alcanzar varios metros de longitud y su crecimiento anual puede llegar a ser de 20 cm.

La fuerza de competencia de las especies varía con la comunidad. Allí donde la planta se encuentra en su óptimo vital es donde se desarrolla mejor, la formación de semillas es más abundante y la fuerza de germinación de las semillas es máxima (Fig. 323). Esto puede coincidir, pero no imprescindiblemente, con la comunidad vegetal preferida, ya que, en según qué condiciones, el factor competencia impide el desarrollo y el crecimiento (véase pág. 543).

Optimo ecológico. De los experimentos citados en la página 555, además de otros, se desprende que el óptimo fisiológico no ha de coincidir necesariamente con el ecológico en la comunidad natural.

Este óptimo no es sólo distinto de especie a especie, sino que dentro de una misma especie varía también según el ecótipo o la raza.



FIG. 323. *Quercus robur* óptimo en el *Querco-Carpinetum bessarabicum* al norte de Cernowitz. (Foto TOPA.)

Distintos ecótipos pueden comportarse de muy distinto modo frente a importantes factores mínimos, lo que influye a su vez sobre la fuerza de competencia.

La bibliografía forestal aporta en este sentido abundantes ejemplos.

Son conocidas las clásicas investigaciones de LANGLET acerca de las razas de *Pinus silvestris* (1935). Las características fisiológicas de las razas de pinos, como resistencia al frío, crecimiento o resistencia frente a parásitos, son muy diferentes y varían, a medida que avanzamos de Sur a Norte, en el mismo sentido que el contenido en sustancia seca y en azúcar en las plántulas. Estas características importantes en la competencia de las razas están fijadas heredi-

tariamente. Los individuos procedentes de la raza septentrional de Fenoscandia tenían un contenido en sustancia seca del 40%, frente al 27% de las del norte de España (Fig. 324).

Según H. MAYER (1961), el ecótipo de localidades altas de *Larix decidua* en el *Piceetum subalpinum* de los Alpes calcáreos de Berchtesgaden requiere

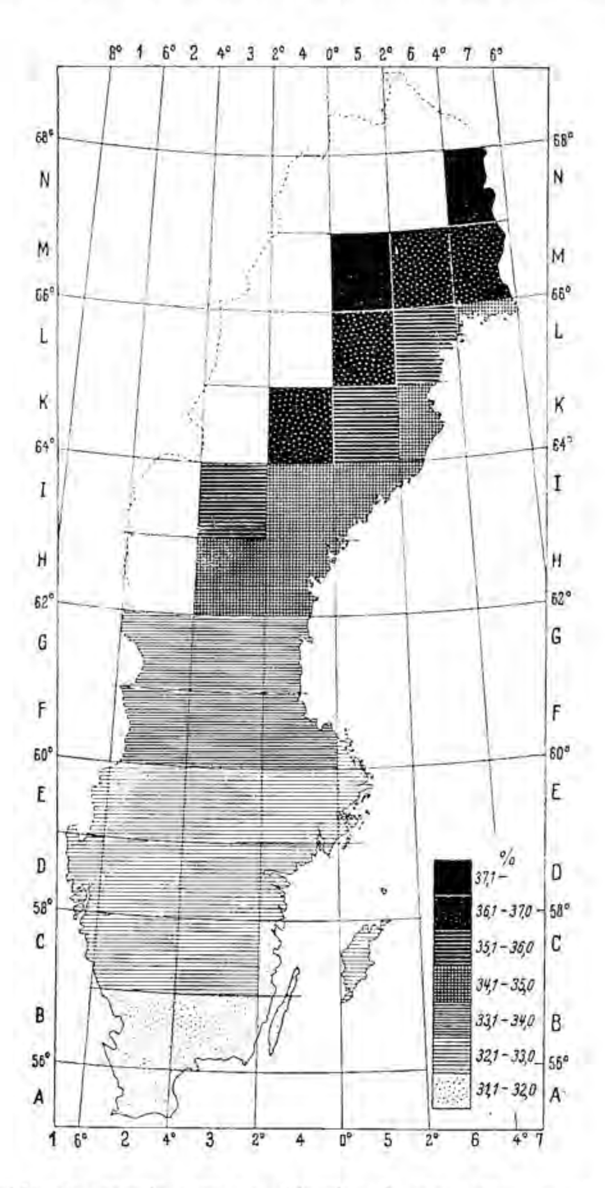


FIG. 324. Contenido en materia seca en plántulas de pino albar nacidas de semillas de unas 580 localidades distintas en Suecia. Paralelamente al contenido en materia seca, varían la resistencia al frío, la velocidad de crecimiento, la susceptibilidad frente a los parásitos, etc. (según LANGLET).

mucha luz, es de crecimiento lento, relativamente sensible al chancro, de corteza gruesa y de ramas fuertes. El ecótipo de alerce de localidades más bajas en el *Abieti-Fagetum* necesita, por el contrario, menos luz, es de crecimiento rápido, bastante resistente al chancro, de corteza delgada y ramas finas.

Otro ejemplo sorprendente es la forma reptante de *Juniperus phoenicea* en el *Junipero-Cistetum palhinhae* de la costa del sur de Portugal (Fig. 325).

En el marco de unidades sociológicas equilibradas no predomina generalmente una sola especie, con eliminación de casi todas las demás. Normalmente, la comunidad vegetal ofrece un colorido cuadro de diferentes formas vitales. El



FIG. 325. *Juniperus phoenicea* creciendo en almohadilla en el *Junipero-Cistetum palhinhae* en el cabo de São Vicente, expuesto a los vientos, en el sur de Portugal.
(Foto MYRE, PINTO DA SILVA y FONTES.)

fundamento no es tanto el cambio sin fin de las condiciones edáficas en un pequeño espacio, tal como se ha pensado —dentro de una comunidad vegetal homogénea las condiciones edáficas pueden ser muy equilibradas—, sino, más bien, el hecho de que el hábitat incluye biótopos ecológicamente distintos, basados frecuentemente en la estratificación, y que ninguna planta puede aprovechar simultáneamente todos ellos. La mayoría de las especies están más bien ligadas temporal o localmente a determinados nichos ecológicos o estratos edáficos y aéreos. Es conocido el ejemplo del hayedo con las sucesivas olas de floración y asimilación en los estratos herbáceo y más cercano al suelo (véanse páginas 487 a 489). Muchas comunidades de las regiones subtropicales inician su desarrollo temporario con un aspecto de terófitos, al que suceden los de geófitos bulbosos y hemicriptófitos, o de caméfitos, que se van sucediendo a lo largo del año sobre la misma superficie limitada del suelo.

Cuanto más complicada sea la estructura de una comunidad, mejor se aprovechará el espacio disponible, mayor será, como diría DARWIN, la suma real de vida en un mismo espacio, y más le costará a una planta extraña penetrar en la comunidad en asociaciones estabilizadas no alteradas.

Por ello, el silvicultor prudente intentará mantener la estabilidad sociológica de las comunidades forestales. En los bosques caducifolios mixtos de Suiza no se basa en el predominio absoluto de determinadas especies arbóreas, como, por ejemplo, el haya o el carpe, sino en la multiplicidad de las especies (LEIBUNDGUT y LAMPRECHT, 1951, pág. 4).

Experimentos de siembra. Experimentos acerca de la germinación de especies propias y extrañas a una comunidad se han realizado muchas veces en las asociaciones del sur de Francia (véase también pág. 505).

La implantación de semillas de la propia comunidad o de una sociológicamente próxima dio resultados positivos. La comunidad favorece por lo general la germinación de la descendencia propia; favorece también la germinación y el desarrollo de especies de comunidades semejantes, y tanto más cuanto más próximas sean las comunidades, tal como lo demuestran los experimentos; *Anacyclus clavatus* y *Erodium ciconium,* especies características del *Hordeetum leporini,* germinan magníficamente y se extienden si se siembran en él. Lo mismo es válido para la siembra de las especies correspondientes en el *Quercetum ilicis galloprovinciale,* en el *Therobrachypodion,* en el *Aphyllanthion* y en el *Rosmarino-Ericion.*

Las mismas semillas, sembradas en comunidades extrañas, dieron resultados negativos. Miles de semillas de plantas anuales del *Brachypodietum ramosi* sembradas en el *Rosmarino-Ericion* habían germinado sólo en un 1% durante el primer y segundo año después de la siembra. La mayoría de las plántulas eran raquíticas y de muy pocas llegaron a madurar las semillas. Cinco años después de la siembra habían desaparecido todas las especies del *Brachypodietum ramosi.*

La explicación de este comportamiento no debe residir ciertamente en las relaciones de competencia, sino en la incapacidad para adaptarse a las diferentes condiciones del hábitat.

Fuerza de competencia de las plantas extrañas procedentes de otras tierras. Resulta sorprendente la capacidad de expansión de ciertas especies extrañas de elevada fuerza de competencia, capaces de adaptarse, habiendo sido introducidas voluntaria o involuntariamente.

VOLLENWEIDER (1961) describe la repentina invasión de *Najas armata* en un lago artificial junto a Alejandría, después de una pequeña disminución del nivel del agua.

Fue explosiva la penetración de las poblaciones de *Elodea canadensis* y *Jussiaea* a costa de la vegetación acuática europea, la expansión de las comunidades de ribera de especies americanas de *Solidago, Aster, Stenactis* en Europa media, la de las poblaciones de *Diplotaxis erucoides* y *Xanthium macrocarpum* en la región de viñedos del sur de Francia, y la de *Spartina townsendii* en la zona intermareal del Canal de la Mancha, donde elimina a *Sp. stricta,* autóctona, e invade las poblaciones del *Salicornion* y de *Glyceria maritima* (Fig. 326).

En las zonas más cálidas de la región mediterránea se ha expandido de tal modo sobre los suelos pedregosos y rocosos la chumbera (*Opuntia ficus-indica*), originaria de la Sudamérica tropical e inicialmente cultivada, que sus poblaciones tienen un aspecto totalmente natural (Fig. 327).

En las riberas de algunos ríos del sur de Francia con *Populus* y *Salix*, predominan localmente *Amorpha fruticosa* y *Artemisia selengensis* de tal modo, que las especies características y acompañantes de las comunidades propias de estos suelos están actualmente muy asediadas.

La producción de semillas o vástagos de estas plantas extrañas es tal, que la expansión es tan rápida que no puede deberse a una modificación de los factores microclimáticos o edáficos y, caso de que exista, sería consecuencia de la modificación de la vegetación.

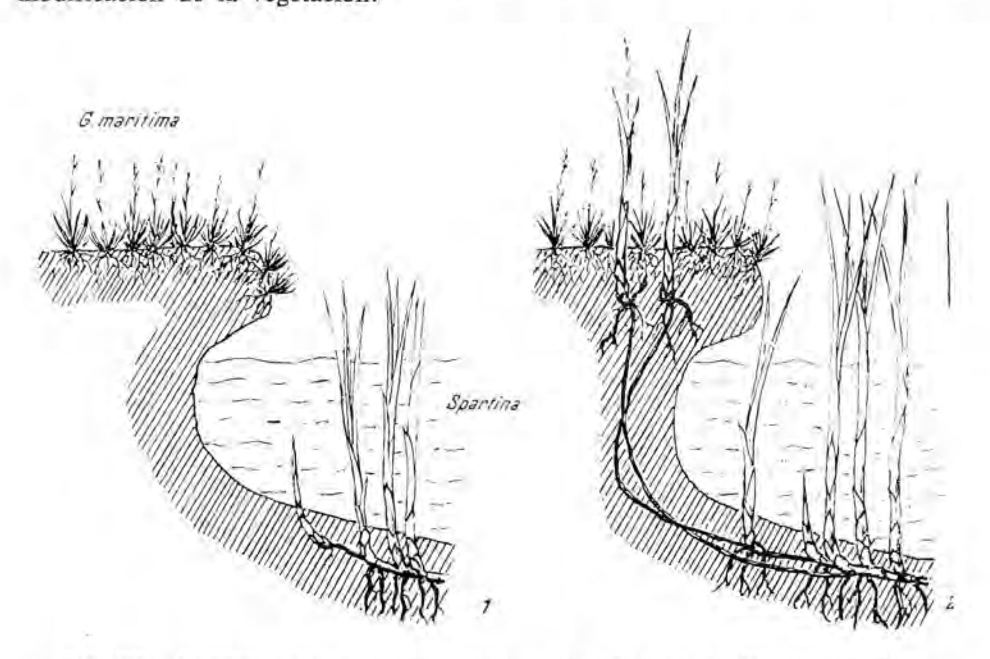


FIG. 326. *Spartina townsendii* penetrando en la población de *Glyceria maritima* (según TURMEL, 1944).

No obstante, las invasiones relámpago sólo son posibles sobre suelos de vegetación pobre, en comunidades vegetales alteradas de algún modo, o en cultivos. Además, se repiten en todas las regiones de la Tierra. En grandes regiones de los EE. UU., después de una intensa alteración o destrucción de la vegetación original, han alcanzado gran expansión numerosas especies intrusas.

Nueva Zelanda, de clima subtropical, ofrece un ejemplo grandioso de la influencia unilateral sobre la vegetación por modificación de las relaciones de competencia. Aproximadamente la mitad de su flora de plantas vasculares es adventicia. Frente a las 1700 ó 1800 especies autóctonas se encuentran no menos de 1700 introducidas, de las que 600 hay que considerar como aposentadas (SINCLAIR, 1961). ALLAN reconoció ya en 1931: «We have now in New Zealand two floras and two vegetations. This second flora play such an important part in our economic life that it diserves and demands the most intense study» *.

* «Actualmente tenemos en Nueva Zelanda dos floras y dos vegetaciones. Esta segunda flora juega un papel tan importante en nuestra vida económica, que presupone y requiere el más intenso estudio» (en inglés en el original). (*N. del T.*)

La causa principal del rápido desarrollo de esta segunda flora de Nueva Zelanda reside en las pocas defensas de la vegetación endémica y arcaica frente al nuevo factor del pastoreo, al que no estaba adaptada; la isla no posee ningún cuadrúpedo autóctono y sólo dos mamíferos (murciélagos; SMITH, 1957). A ello se une la excesiva explotación, poco planificada, del pastizal.

La regeneración del pastizal en Nueva Zelanda va unida a grandes dificultades. Los intentos realizados en la población abierta y muy pobre de *Festuca novae-zelandiae* a base de sembrar en los lugares sin vegetación entre las masas de hierba para mejorarlos, tuvieron poco éxito (SIMPSON y MOORE, 1955).



FIG. 327. *Opuntia ficus-indica* de América del sur tropical, formando una población en Túnez. (Foto Excurs. S.I.G.M.A.)

Competencia en comunidades alteradas. La competencia entre especies puede conducir a constelaciones de especies totalmente inesperadas en comunidades artificiales o en aquellas que tienen el equilibrio alterado. Un ejemplo muy bueno es el comportamiento de *Ferula communis* en el campo experimental de la S.I.G.M.A.

Ferula communis es un hemicriptófito de crecimiento alto de los países mediterráneos meridionales y de las islas Canarias, que alcanza su límite septentrional en los alrededores de Montpellier. Igual que en Provenza, esta especie se limita aquí también a las grietas de las rocas y a las comunidades de pedregales. En la flora del departamento de LORET y BARRANDON se considera como una gran rareza y se citan pocas localidades donde se haya encontrado.

Hace diez años se sembró junto a otras plantas de la garriga para observarlas sobre una superficie débilmente cubierta por el prado en el parque de la S.I.G.M.A.; la planta se desarrolló rápida e intensamente. En pocos años se

había multiplicado y existían varias docenas de ejemplares. Actualmente se cuenta en el parque por centenares y en los hábitats más variados: en el entramado de hiedra, bajo árboles planifolios que le dan sombra (*Ulmus carpinifolia, Tilia platyphyllos, Aesculus*) en el matorral de *Buxus,* en el pastizal rico en especies de un antiguo plantío de alfalfa, en los bordes del camino, y se mostró muy competidora, y no como una mala hierba difícil de exterminar, cuya vitalidad y productividad es aquí muy superior que en el hábitat natural. Los ejemplares con muchos frutos, de más de 3 m de altura y de 15 a 18 cm de perímetro del tallo son normales. Las hojas de más de un metro recubren todas las otras competidoras en primavera, y en algunos lugares llegan a formar una densa cubierta sobre el suelo.

El óptimo sociológico de la planta en terreno libre es muy inferior al óptimo fisiológico de la planta del parque (donde no puede considerarse cultivada).

Los ejemplares mejor desarrollados en el hábitat natural (Roc de Fabrègues) alcanzaron una altura media de 2,05 m y en el parque de 3,15 m; la fructificación y producción total es correspondientemente superior.

Nuestro experimento muestra, además, que *Ferula communis,* a pesar de su enorme producción de semillas, su excelente germinación y a pesar de su adaptación a la diseminación eólica, queda limitada a las comunidades no estabilizadas, alteradas de algún modo por el hombre. La planta no penetra en el pastizal del *Brachypodietum phoenicoidis* vecino, ni en el monte bajo inmediato que tiende hacia el *Quercetum galloprovinciale.*

Una segunda umbelífera rara aparecida espontáneamente hace pocos años en el parque de S.I.G.M.A., *Cachrys laevigata,* es menos expansiva que *Ferula* (en el departamento de Hérault sólo se ha citado en un lugar). Se ha multiplicado por autodiseminación, pero sin el impulso expansivo de *Ferula.*

Una *Oenanthe pimpinelloides,* sembrada con ocho años de anterioridad como prueba en una hondonada húmeda, se ha implantado en la población seminatural limítrofe de *Brachypodium silvaticum,* y allí se desarrolla intensamente, aunque el hábitat no corresponde en absoluto a su residencia natural.

De las observaciones anteriores, a las que se añaden otras, resulta:

1. El óptimo fisiológico de una especie no ha de coincidir con el óptimo socioecológico.
2. El crecimiento y competencia, así como también la productividad de las especies fuera de la comunidad a la que pertenecen de un modo natural, pueden ser sensiblemente superiores.
3. Especies intrusas entran difícilmente en comunidades estabilizadas, lo que explica en muchos casos su rareza y fidelidad a la comunidad (véase también pág. 507).
4. En la clasificación de las especies en grupos ecológicos hay que considerar la accesibilidad (véase *Ferula*), difícil de apreciar, siempre que no se trate de comunidades de cultivo.

Si la alfombra vegetal está alterada o se ha actuado sobre ella artificialmente de algún modo, y las comunidades naturales están debilitadas, entonces pueden ganar terreno sin dificultad las especies intrusas a costa de los competidores propios del lugar.

Del comportamiento de una planta de *Opoponax chironium,* sembrada simultáneamente con *Ferula communis,* en el Parque de la S.I.G.M.A., se deduce ya que el «crecimiento» debe considerarse como una característica específica

hereditaria. Esta umbelífera, menos rara, se desarrolla y florece anualmente, pero no da semillas.

El experimento anterior conduce todavía a otro resultado inesperado: los dos *xerófitos,* por su residencia *Ferula* y *Cachrys,* se han acomodado sin más a las nuevas condiciones mesofíticas del hábitat y aquí germinan más intensamente que en su hábitat xérico natural; la planta *Opoponax* de hojas anchas, igualmente sembrada, es un mesófito, cuya expansión sería mucho más previsible bajo las condiciones dadas, pero se mantiene, sin embargo, durante diez años en el mismo lugar, y hasta ahora no ha tenido descendencia.

Al igual que el crecimiento, la capacidad de expansión parece estar también determinada hereditariamente.

La asociación se considera con razón un reflejo de las condiciones del hábitat. Sin embargo, no puede concluirse en ningún caso que todas las especies características alcanzan su vitalidad óptima y su máximo crecimiento dentro de la asociación a la que pertenecen.

Tan sólo el experimento da una explicación de su comportamiento.

Observaciones de larga duración en comunidades naturales. Si se quiere tener una cierta orientación acerca de la manifestación de las condiciones de competencia desarrolladas en comunidades naturales, son imprescindibles las observaciones de larga duración.

Observaciones breves pueden dar ya resultados interesantes en las comunidades de terófitos.

En el Parque Nacional Suizo se están desarrollando desde 1917 investigaciones de larga duración acerca de las modificaciones en las comunidades, y desde entonces se han empezado investigaciones semejantes en otros lugares (véase el capítulo de *Sindinámica*).

Si las comunidades están más o menos en equilibrio con las condiciones externas, las modificaciones se mantienen dentro de unos estrechos límites, tal como cabía esperar; de todos modos, en 20 ó 30 años pueden ya determinarse significativas modificaciones de especies e individuos, siempre que no se haya alcanzado la comunidad climácica.

El número de cembros (*Pinus cembra*) que germinan y se desarrollan en el bosque de pino negro (*Mugo-Ericetum*) aumenta constantemente. En tres decenios ya se ha cuadruplicado. Una superficie permanente de 100 m^2 contenía en 1924 20 cembros de tres a diez años; cinco años más tarde había aumentado su número a 34; la expansión del cembro es paralela a la disminución de la fuerza de regeneración del pino negro.

Juniperus nana va ganando rápidamente terreno en los antiguos pastizales alpinos del tipo *Nardetum.* El número de arbustos de una superficie de unos 500 m^2 aumentó de 4 a 31 entre 1917 y 1936, y la superficie cubierta por el enebro enano ha aumentado mucho.

Sobre una carbonera abandonada durante decenios en Praspöl (1650 m) ha tenido lugar un inesperado desplazamiento de especies.

En 1922 aparecieron *Barbula convoluta* y *Peltigera rufescens* como primeros colonizadores. Primero se expandió el musgo (hasta 1922) y luego el liquen, que en 1927 cubría más de la mitad de la superficie investigada de 1 m^2. El número de fanerógamas era de 12 especies con pocos ejemplares al iniciarse la investigación. Algunas plántulas de pino (*Pinus silvestris* ssp. *engadinensis* y *P. mugo*) germinaron, pero murieron otra vez al cabo de pocos años; el carbón

TABLA 72. *Variación de especies en el cuadrado permanente de una carbonera en Praspöl*

Fecha del inventario		8. VIII. 1922	2. VIII. 1927	2. IX. 1929	1. VIII. 1938	4. IX. 1949
Cobertura del suelo	Fanerógamas (%)	3	10	20	25	30
	Musgos y líquenes (%)	90	80	60	25	85
Pinus silvestris L., plántulas (individuos)		1	4	3	4	5
Picea abies (L.), plántulas		·	·	·	1	3
Poa alpina L.		+	1·1	1·1	1·1	+
Helianthemum grandiflorum Scop.		+	1·2	1·2	1·2	1·2
Leontodon hispidus L.		+	+	+	1·1	1·1°
Hieracium staticifolium All.		+	+	+	1·1	1·1°
Poa pratensis L.		+	+	+	1·1	+
Galium pumilum Murray		+	+	+	+	+
Antennaria dioeca Gaertn.		+	+	+	+	+·2
Polygala amarella Crantz		+	+	+	+	+
Potentilla crantzii (Crantz) Beck.		+	+	+	r	r
Trifolium repens L.		·	+	1·2	1·2	1·2°
Lotus corniculatus L.		·	+	+	1·1	+
Hieracium pilosella L.		·	+	+	+	+
Veronica fruticans Jacq.		+	+	·	·	+
Chenopodium bonus-henricus L.		+	+	·	·	·
Taraxacum officinale Weber		·	+	·	·	·
Arenaria serpyllifolia L.		·	·	r	·	·
Arabis corymbiflora Vest.		·	1 ind.	1 ind.	r	·
Thesium alpinum L.		·	1 ind.	2 ind.	r	·
Carex ornihtopoda Willd.		·	·	r	·	+
Minuartia verna Hiern.		·	·	·	r	3 ind.
Peltigera rufescens (Weis.) Huhmb.		3·4	4·4	1·2	+°	+·2
Barbula convoluta Hedw.		3·4	2·3	1·2	+	·
Bryum caespiticium L.		+	+	+	+	+
Bryum argenteum L.		+	·	·	·	·
Nostoc commune Vauch.		+	·	·	·	·
Cladonia pyxidata (L.) Fr.		·	+	+	1·2	3·4
Tortella tortuosa Limpr.		·	·	+	1·2	1·2
Cladonia symphycarpia Flke.		·	·	·	2·2	3·4
Cetraria islandica L.		·	·	·	+	+
Ditrichum flexicaule (Schl.) Hampe		·	·	·	+	+
Brachythecium salebrosum Br. eur.		·	·	·	·	+

Además, en 1949: *Trifolium pratense* L. (+), *Linum catharticum* L. (+), *Prunella vulgaris* L. (+°), *Thymus serpyllum* (+), *Saponaria ocymoides* L. (1 indi.), *Dryas octopetala* L. (1 ind.), *Daphne striata* Tratt. (1 ind.), *Satureja alpina* Scheele (2 ind.), *Melampyrum silvaticum* L. (1 ind.), *Chrysanthemum leucanthemum* L. (2 ind.).

vegetal poco descompuesto era en un principio desfavorable al desarrollo de plantas superiores. Esto se modificó en el decenio siguiente (Fig. 328).

Ya en 1929 pudo determinarse un importante retroceso de *Barbula; Peltigera rufescens* se debilitaba. Las fanerógamas, que en 1922 ocupaban el 3% y en 1927 el 10% de la superficie, cubrían ahora aproximadamente el 20% de la superficie y en 1938 se había elevado su grado de cobertura al 30%. En lugar de *Peltigera* y *Barbula* habían aparecido *Cladonia* (*C. pyxidata, C. symphycarpia*), *Cetraria islandica* y *Tortella tortuosa*, que ocupaban aproximadamente el 25% de la superficie. Una plántula de picea, indicada por primera vez en 1929,

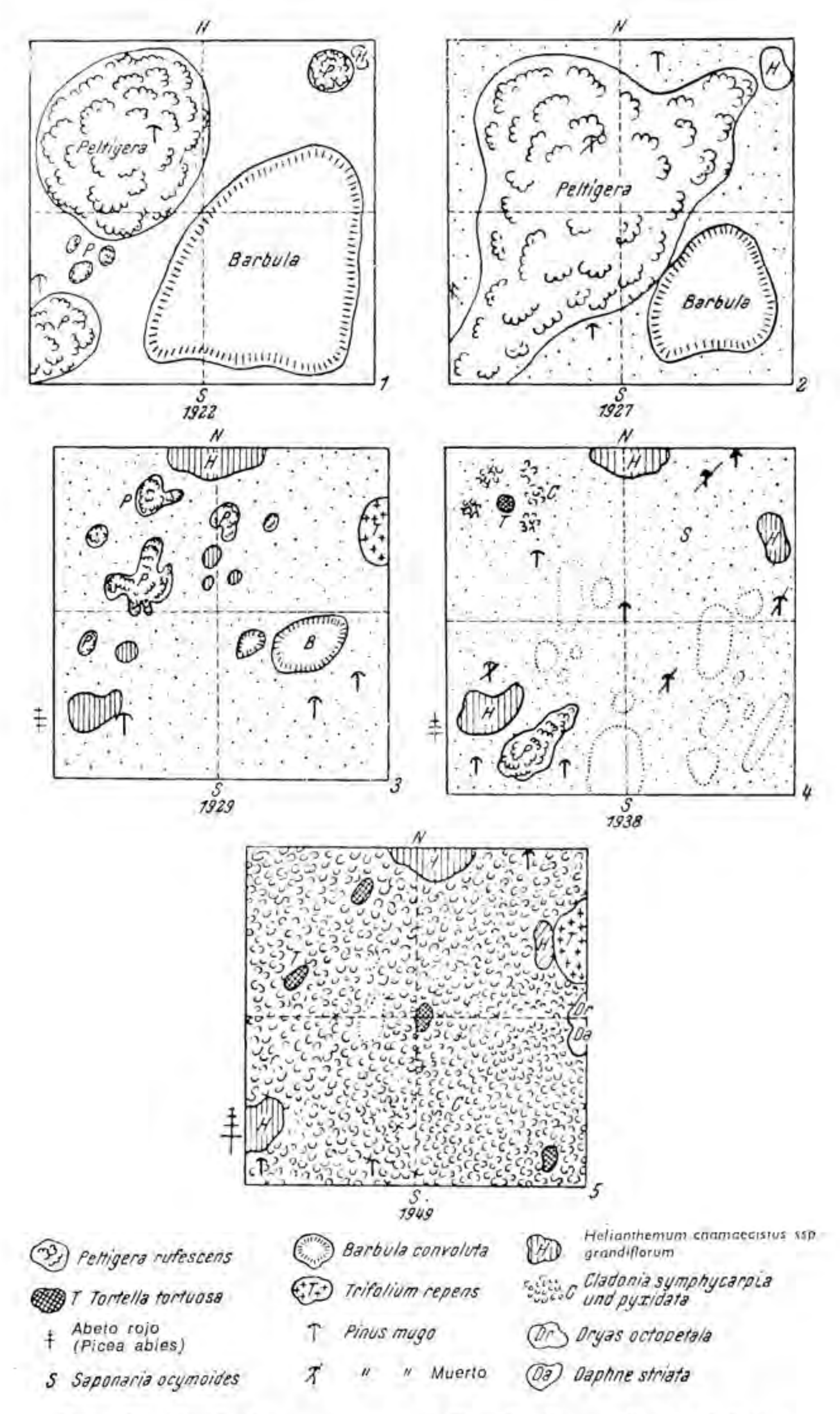


FIG. 328. Cuadrado permanente en Praspöl, Parque Nacional Suizo.

se mantenía en 1938; sin embargo, las plántulas de pinos eran todas de fechas más recientes.

El número de especies fanerógamas era en 1922: 12; en 1927: 18; en 1829: 17; en 1938: 17, y en 1949: 23; por tanto, se duplicó, aproximadamente, en veintisiete años. Por el contrario, su grado de cobertura se ha mantenido invariable en 30% desde 1938.

Lo más sorprendente es la sustitución de *Barbula convoluta* y *Peltigera* por *Cladonia* (*Cl. pyxidata* y *Cl. symphycarpia*) que actualmente forman una costra muy pegada al suelo y cubren casi totalmente la superficie (Fig. 328).

COOPER (1939) ha seguido modificaciones de la vegetación durante veinte años en cuadrados permanentes en la tierra desnuda abandonada por el glaciar

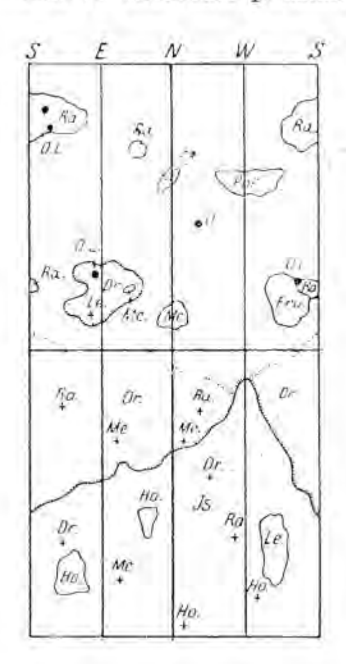


FIG. 329. Cubierta de un tronco de haya de 122 cm de perímetro, cortada y desenrollada para determinar la competencia entre los epífitos (según OCHSNER).

Lec. Lecanora subfusca, Phl. Phlyctis argena, Le. Lepraria glauca, Ra. Radula complanata, Fru. Frullania dilatata, Me. Metzgeria furcata, O.L. Orthotrichum lyellii, U. Ulota crispa, Dr. Drepanium filiforme, Is. Isothecium myurum, Ho. Homalia trichomanoides, + escaso

en la Glacierbay de Alaska. Durante este lapso de tiempo ganaron constantemente terreno, sobre todo las especies formadoras de alfombras, *Dryas drummondii, Rhacomitrium canescens* y *Stereocaulon tomentosum*. Su cobertura total fue en 1916: 8,4%; en 1921: 21,6%; en 1929: 42,8%, y en 1935: 64,4%.

En estos desplazamientos de especies se pone más de manifiesto la evolución de la vegetación cuanto más acentuadamente intervenga la modificación de las condiciones externas. La prohibición absoluta del pastoreo, del fuego, de la tala y de la caza, etc., determina, por ejemplo, una modificación radical. Las investigaciones en el Parque Nacional Suizo, entre otras, dan información respecto a este punto (véase pág. 557).

La competencia de las especies puede seguirse a través de las superficies permanentes de investigación utilizadas en el estudio del desarrollo de la vegetación (Fig. 328).

Los desplazamientos recíprocos entre las especies, en cuanto al terreno, hay que medirlos en pequeñas superficies de investigación; en las más extensas hay

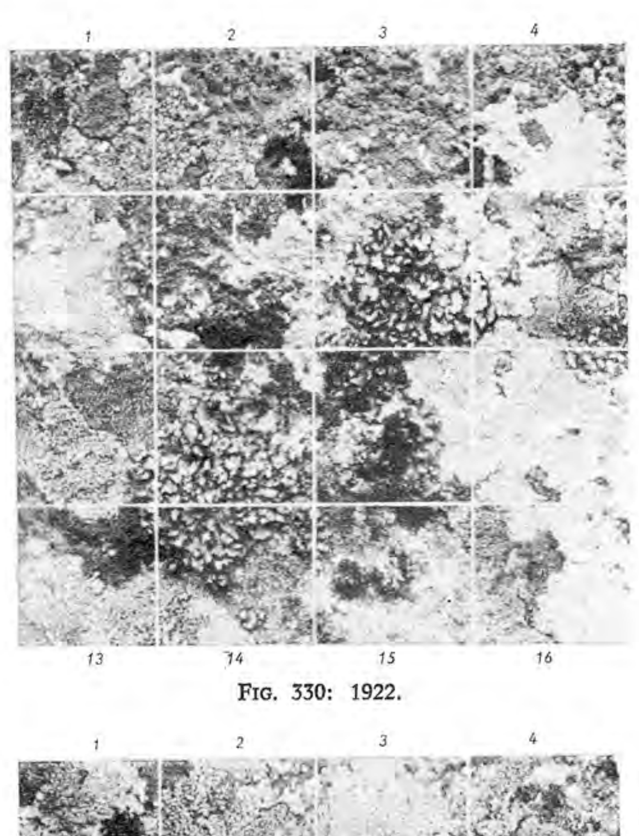


FIG. 330: 1922.

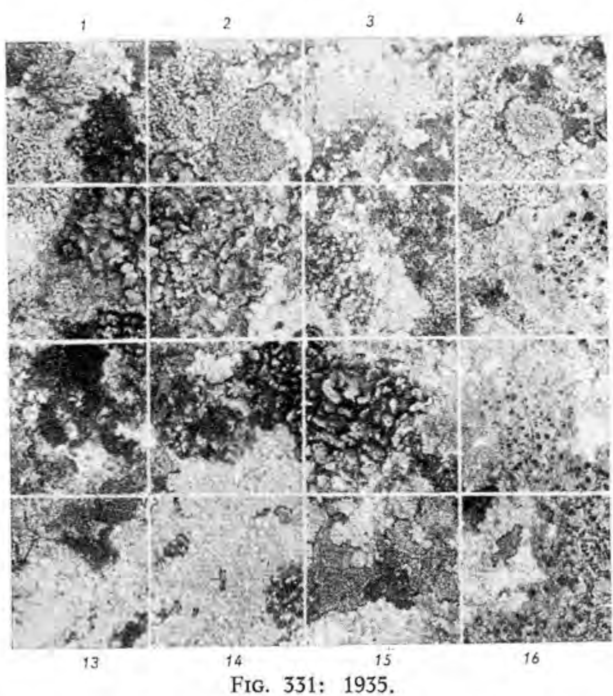


FIG. 331: 1935.

FIGS. 330 y 331. Superficie control de la competencia entre líquenes en una variante xérica del *Pertusarietum corallinae* (fragm.) en el Parque Nacional Suizo. (Foto ED. FREY.) *Rhizocarpon geographicum* cubriendo 1/4 (todas las costras con pequeñas grabaduras); *Haematomma ventosum* cubriendo 1/6 (muy claro arriba en los cuadros 2 y 3); *Umbilicaria cylindrica* cubriendo 1/8 (centro), *Lecanora sordida* cubriendo 1/8.

que conformarse con la estima de la abundancia, grado de cobertura, sociabilidad y vitalidad de las distintas especies. Sobre superficies permanentes pequeñas pueden realizarse recuentos de plántulas (Fig. 329). OCHSNER (1928) estudió la competencia entre los musgos corticícolas y líquenes determinando con exactitud a lo largo de años los desplazamientos de los contornos de las almohadillas y los talos mediante esquemas y calcos (Fig. 329). A veces pueden dar buenos resultados las fotografías, tal como las ha utilizado ED. FREY en su estudio de la sucesión de líquenes (véase pág. 561).

LÜDI (1936) ha estudiado durante seis años, con cuadrados permanentes, la influencia de los más distintos tratamientos sobre la composición de especies de un césped de cervuno (*Nardetum subalpinum?*) en la Schinigeplatte en el Oberland bernés.

Un abonado intenso provocaba el desarrollo de un prado denso y alto, mientras que un abonado calcáreo daba un césped bajo con muchas leguminosas. La siega no introducía ninguna modificación y si no se intervenía retrocedían *Nardus* y las especies acidófilas.

De una investigación a largo plazo en un antiguo pastizal de *Nardus* en el Parque Nacional Suizo se desprende que este resultado no puede generalizarse. Una vez cesó el pastoreo, se expandieron en veinte años sobre esta superficie *Nardus* y las especies acidófilas, como *Senecio abrotanifolius* y *Antennaria dioeca*, entre otros; mientras que disminuían *Deschampsia caespitosa, Carex capillaris* e *Hippocrepis comosa,* entre otras especies neutro-basófilas.

Modificaciones en el hábitat y en la vegetación. Seguramente ha observado todo el mundo cómo se extienden *Lolium perenne, Plantago major* y *Polygonum aviculare* en los solares y caminos poco transitados. Si estos lugares dejan de ser pisoteados, lo son en raras ocasiones, o bien son pisoteados intensamente, se retraerán estas especies. Su fuerza de competencia máxima se mueve dentro de unos límites muy estrechos y depende de la intensidad del pisoteo.

Si el suelo sufre una transformación paulatina por enriquecimiento en humus o acidificación, las especies reaccionarán aquí también individualmente. Modificaciones apenas mensurables del grado de acidez de la solución del suelo pueden favorecer a competidores aparentemente débiles, con repartición muy dispersa, frente a los competidores dominantes. Debido a la capacidad de acidificación de la vegetación puede suceder que una misma comunidad envenene su propio suelo (*Erica carnea* y *Rhododendron hirsutum* en el *Mugo-Ericetum*). Por ello, especies de otras asociaciones mejor adaptadas a las nuevas condiciones de la residencia ecológica, pueden expandirse y, por último, eliminar por completo la comunidad dominante.

Puede servirnos de ejemplo la sucesión de comunidades que se da en el pedregal calcáreo de los Alpes centrales, bajo la influencia de la acidificación del suelo (véase pág. 563 y Fig. 332).

Otros muchos ejemplos se citan en el capítulo acerca de la evolución de las comunidades.

La sucesión de comunidades de los estadios iniciales se desarrolla muy rápidamente en los cultivos abandonados, lugares ruderales y aluviones, donde se suceden frecuentemente varias comunidades de vida corta, sin que en principio puedan demostrarse modificaciones apreciables del suelo.

La transformación de las comunidades de pastizales en las arbustivas es más lenta (ejemplo, Fig. 333). Los últimos estadios de la evolución conducen a una

larga lucha entre las comunidades. La superioridad numérica de los vástagos y unidades de diseminación de ciertas especies se ponen naturalmente de manifiesto, aquí también, aunque generalmente se trate menos de una consecuencia que de una causa de la transformación de la vegetación. La propia vegetación influye y modifica paso a paso los factores físico-químicos del hábitat.



FIG. 332. Abajo, estadio inicial de *Dryas octopetala* sobre un suelo calcáreo bruto, que está siendo sustituido a medida que se enriquece en humus por un *Rhododendro-Vaccinietum mugetosum* sobre un depósito de humus mor ácido. Parque Nacional Suizo. (Foto Excurs. S.I.G.M.A.)

Naturalmente, no podemos esperar una reacción verdaderamente colectiva de todas las especies de una asociación. Cada especie aislada posee una capacidad de reacción específica frente a cada modificación de los factores, pero —y aquí reside el momento sociológico— la capacidad de reacción varía según la comunidad, está influida por ella y orientada a unas vías determinadas. En último término decide la ley del mínimo.

Si el factor luz sufre una modificación por la vegetación (aparición del estrato arbóreo), desaparecerán primero algunas especies y luego otras. En Finlandia, la primera que desaparece en una población mixta de plantas leñosas

planifolias y aciculifolias es *Alnus incana.* En cincuenta años queda ya retrasada y adquiere una forma raquítica. Más tarde desaparecen *Populus tremula* y *Betula.* Al cabo de trescientos años sólo se encontraría, junto a pinos albares muy viejos, *Picea abies* y su nueva generación, mientras que el pino albar, bajo la sombra de picea, ya no se regenera (CAJANDER, 1926).

En el capítulo dedicado a la sucesión se encuentran numerosos datos acerca de los desplazamientos de especies a lo largo del tiempo bajo las influencias de las modificaciones de hábitat y de la competencia (véase especialmente pág. 608).

Igual que entre las plantas y comunidades superiores a lo largo de la acidificación del suelo (véase pág. 593), se comporta también la competencia de las comunidades de organismos inferiores.



FIG. 333. Matorral de *Juniperus communis* que recubre progresivamente el *Mesobrometum.* (Foto TÜXEN.)

DELITSCH (1943) subraya que la competencia es decisiva en la conservación de alimentos y estimulantes.

La velocidad de multiplicación de ciertos grupos bacterianos puede orientarse con las intervenciones apropiadas (acidificación, fermentación). Una pequeña modificación del *p*H puede ya favorecer a un grupo de organismos y perjudicar a otro (Fig. 334).

Valoración errónea del factor de competencia. Cuando un nuevo punto de vista importante se abre paso en la conciencia, es fácil que se sobrestime inicialmente su significación, lo que puede conducir a conclusiones falsas. Así, por ejemplo, se ha supuesto que la presencia de la mayoría de las plantas es bastante independiente del suelo y que depende de la competencia, de los competidores (WARMING-GRAEBNER, 1918, pág. 126; CAJANDER, 1926, pág. 168).

Se recuerda que en los jardines botánicos crecen unas junto a otras las plantas de los suelos y climas más variados. No obstante, lo que no se trata ni investiga es la cuestión de si estas especies tienen siempre una descendencia capaz de germinar y si se mantienen sin tener que volverlas a sembrar. Seguro que para muchas no es éste el caso.

Además, se ha supuesto que ciertas especies se limitan, en general, a suelos determinados al entrar en competencia con otras; si sobre los suelos calcáreos domina una, sobre las pizarras dominará la otra. Como prueba se citan, a partir de K. Nägeli, parejas de especies, como *Achillea atrata* y *A. moschata*, *Rhododendron hirsutum* y *Rh. ferrugineum*. Frente a esto, hay que decir que *A. atrata* y *Rh. hirsutum*, marcadamente basófilas, no se desarrollan en absoluto sobre suelos ácidos no calcáreos, mientras que *A. moschata* y *Rh. ferrugineum*, como especies acidófilas, no pasan a los suelos básicos ricos en cal. Las necesidades vitales de los dos pares de especies son tan distintas, que aquí ni siquiera puede considerarse la competencia. En las zonas de contacto se forman híbridos.

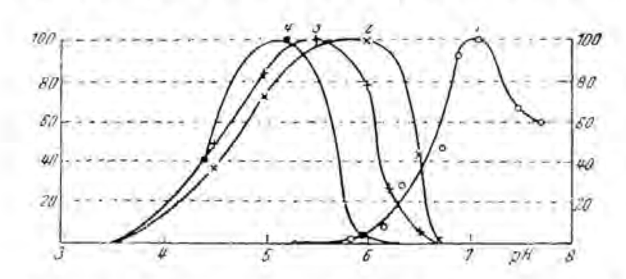


Fig. 334. Velocidad relativa de reproducción de bacterios acidificadores a distintos valores de *p*H. La velocidad máxima de reproducción se ha tomado como 100 (de Delitsch, 1943).

Curva 1: *Bacterium aerogenes*, en agua de levadura (según Bahrs); *curvas 2-4*: verdaderos bacterios del ácido láctico (según Svanberg); *curva 2*: *Streptococcus lactis*, en suero sin lactato; *curva 3*: un bacilo de la leche en suero sin lactato: *curva 4*: *Plocamobacterium delbrücki*, en mosto de cerveza.

Tan pronto el suelo calcáreo pierde sus carbonatos por depósito de humus bruto, lixiviación y acidificación, desaparecen *Rhododendron hirsutum* y *Achillea atrata* y más pronto o más tarde aparecen las otras dos sin competencia.

Desgraciadamente, este error, corregido ya hace tiempo (véase Br.-Bl., 1913, página 141), se encuentra aún como ejemplo en libros de texto (Clements, Weaver y Hanson, 1929, pág. 7, entre otros) y se multiplica ocasionalmente con otros ejemplos igualmente insostenibles.

Todos los procesos y modificaciones de la alfombra vegetal se basan, en último término, en manifestaciones de la competencia. Todas estas modificaciones las incluimos bajo el término de sindinámica. Actualmente, la sindinámica constituye una importante rama de la ciencia, que tratamos en el capítulo siguiente (véase pág. 582).

Competencia entre las raíces. Aunque hasta ahora se haya investigado preferentemente la competencia aérea entre los vástagos, últimamente se está considerando cada vez más la no menos importante competencia entre las raíces, que es mucho más difícil de reconocer.

Para estudiarla y valorarla hay dos posibilidades. Se determinan la proporción de raíces de los distintos competidores (peso húmedo y peso seco), o bien se intenta deducir el comportamiento subterráneo a partir del aéreo.

En silvicultura se elige la altura del árbol como valor característico de la competencia entre las raíces. LEIBUNDGUT y KREUTZER (1958) estudiaron la competencia de la picea (*Picea abies*), el pino albar (*Pinus silvestris*) y el roble albar (*Quercus robur*), por el abedul (*Betula pendula*), el álamo temblón (*Populus tremula*) y el aliso (*Alnus incana*). El tipo de competencia se investigó por separado como competencia por la luz y como competencia por la luz y entre las raíces (competencia total).

De los resultados de estas investigaciones puede concluirse que la competencia entre las raíces y por la luz determina un crecimiento menor en todas las comparaciones realizadas, aunque solamente el abedul manifieste una disminución significativa. Expresados en porcentajes, se obtuvieron los siguientes valores:

TABLA 73. *Competencia entre las especies* (según LEIBUNDGUT y KRUTZER, l. c.)

Especie arbórea competidora	Especie arbórea que se prueba		
	Picea abies	*Pinus silvestris*	*Quercus robur*
Betula pendula	68,7%	79,1%	63,7%
Alnus incana	78,8%	83,5%	90,0%
Populus tremula	86,0%	89,7%	83,9%

Por desgracia, las dificultades del método se oponen a una utilización general de esta determinación de la competencia.

En agricultura puede calcularse aproximadamente la importancia de la competencia entre las raíces, por el peso de los órganos subterráneos de las especies más importantes.

Sin embargo, la cifra absoluta en esta comparación no da tampoco ningún cuadro totalmente exacto de la competencia; siempre hay que tener en cuenta también la forma vital y el desarrollo de los competidores.

Aquí hay que dar una especial importancia al desarrollo morfológico de las partes vegetales subterráneas. Debe utilizarse en este sentido la distribución de formas vitales de RAUNKIAER, tal como ha intentado JANO (1962) en la vegetación de las dunas en el Japón. Según él, el espectro de formas vitales se puede completar en cuatro aspectos: profundidad, morfología, área y expansión vegetativa de la raíz. Esto conduce a la diferenciación de los siguientes tipos de raíces en las dunas de arena del Japón (Fig. 335).

Un tratamiento semejante de los tipos de raíces es de importancia estimable para las comunidades de malas hierbas, tal como lo muestra el siguiente ejemplo.

La asociación de *Diplotaxis erucoides* juega un papel importante en la zona de viñedos del sur de Francia. Según el comportamiento de las raíces de sus acompañantes pueden diferenciarse subunidades que afectan de distinto modo a la vid; la más temible es sobre todo una variante de *Cynodon dactylon*.

Una superficie de un metro cuadrado de esta variante en Montpellier estaba densamente cubierta en primavera por *Bromus madritensis* y *Stellaria media;*

se veían las primeras puntas de los tallos de *Cynodon*. El levantamiento de la superficie de suelo, hasta 20 cm de profundidad, contenía las siguientes masas de raíces:

	Peso húmedo (gramos)	Peso seco (gramos)
Cynodon dactylon	2080	440
Bromus madritensis	3,2	0,4
Stellaria media	0,4	—

A lo largo de la primavera y del verano crecen terófitos de tallo alto y fuerte entre *Cynodon*, pero el geófito rizomatoso muy activo, y el que más se ex-

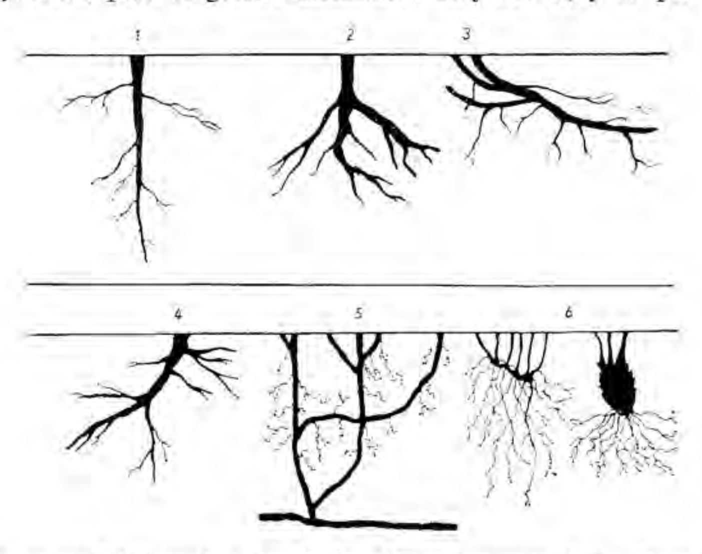


Fig. 335. Tipos morfológicos de raíces de las plantas japonesas de las dunas (Jano, 1962). *1* Monopódica, raíz axonomorfa primaria, *2* Igual, pero con raíces laterales, *3* Raíz principal no desarrollada, con muchas laterales y adventicias, *4* Muchas raíces, muy fasciculadas, *5*, *6* Raíces fasciculadas.

tiende vegetativamente, aunque no aparezca por encima de la superficie, sobrepasa con mucho a todas las especies en cuanto a espacio total ocupado y desarrollo.

Han sido muy estudiadas las raíces de las comunidades vegetales naturales del sur de Rusia, donde los suelos chernozem sin esqueleto facilitan el levantamiento del suelo y permiten el estudio de perfiles del suelo de más de un metro de profundidad.

Salyt (1950, 1960) ha calculado y representado parcialmente en gráficas, en un trabajo extremadamente pesado y minucioso, la longitud, la masa y también la superficie de las raíces de las plantas de las más diversas asociaciones forestales, esteparias o de prados (Fig. 336). Las raíces fibrosas de algunas plantas herbáceas (*Euphorbia seguieriana, Eryngium campestre*) alcanzan en el chernozem hasta profundidades de 2,40 a 2,60 m (véase también pág. 59).

Junto a la competencia entre las raíces por el espacio, no hay que olvidar la influencia de los hongos del suelo y las excreciones tóxicas de las raíces. Las

plantas pueden actuar sobre sus competidores favoreciéndolos o perjudicándolos, y no se excluye que estas manifestaciones intervengan también en la formación de las comunidades vegetales. KNAPP (1953) da algunos ejemplos en este sentido. Subraya que en la mezcla de especies se impide una utilización unilateral de determinados nutrientes del suelo, lo mismo que una acumulación excesiva de excreciones inhibidoras y tóxicas, de modo que se mantiene así una vitalidad persistente de las plantas. Entre los microorganismos fúngicos del suelo se establece una lucha encarnizada por los nutrientes que se encuentran en concentración mínima, tal como han indicado GÄUMANN y JAAG (1950), entre otros.

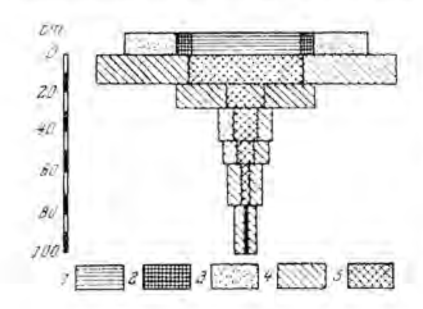


FIG. 336. Distribución de la masa de raíces según los horizontes del suelo sobre 1 m² en la asociación *Artemisia taurica*, junto al mar de Azov (según SALYT, 1950).

1 Masa aérea viva, *2* Bulbos de *Poa bulbosa*, *3* Restos vegetales muertos, *4* Raíces finas, *5* Raíces principales.

Alelopatía. Según MOLISCH (1937, 1953), se entiende bajo este término a la influencia recíproca entre plantas superiores, en las que productos metabólicos de acción más o menos específica pueden actuar favoreciendo o inhibiendo el desarrollo de otras plantas. Aquí se incluye también el comportamiento antagónico de ciertas especies, cuya simple presencia puede dificultar intensamente la germinación de otras plantas (*Artemisia, Agropyron, Hieracium pilosella,* entre otras). GUYOT (1951) y BECKER y GUYOT (1951) se han ocupado intensamente de este aspecto. Según GUYOT (191), las semillas de lino no germinan en presencia de *Solidago virgaurea,* lo hacen muy débilmente en presencia de *Hieracium umbellatum* y tan sólo en un 30% con *H. vulgatum.* VARMA (1938), FRÖSCHEL y FUNKE (1939), FUNKE (1943) y GOLOMJODOWA (1952) estudian la toxicidad de las excreciones de las raíces.

GUYOT (l. c.) atribuye la menor capacidad germinativa de las semillas regadas con extractos fluidos de raíces de *Hieracium pilosella, Crepis foetida* y otras plantas, al efecto tóxico del fluido. El efecto tóxico de las secreciones de la raíz de *Hieracium pilosella* debe tener como consecuencia la muerte de complejos de vegetación completos.

WATT (1962) ha estudiado las relaciones entre *Hieracium pilosella, Festuca ovina* y *Koeleria gracilis,* su vida conjunta en cuadrados de investigación permanentes durante varios años (de 1936 a 1960) y el retroceso temporal de *Hieracium pilosella* en el *Xerobrometum* de Inglaterra. A pesar de ocasionales predominios de *Hieracium, Festuca ovina* ocupaba el mismo espacio que al principio, después de observaciones durante veinticuatro años.

Observaciones realizadas durante un decenio en dos cuadrados permanentes del piso subalpino en el Parque Nacional Suizo, no ponen tampoco de manifiesto influencias perjudiciales o muerte de plantas, que pudieran deberse a las secreciones de las raíces de *Hieracium pilosella.* En una de las superficies *Hieracium pilosella* bajó de 4.4 (cifras de abundancia y sociabilidad) hasta 3.2, mientras que *Nardus stricta* aumentó simultáneamente de 1.2 a 2.2. En una se-

gunda superficie, *Nardus* aumentó en diez años de 2.2 a 3.2, mientras que la cobertura de *Hieracium pilosella* (2.2) se mantuvo invariable. Estos pequeños desplazamientos del equilibrio deben deberse a modificaciones naturales del desarrollo de las especies debidas a la edad, tal como ha demostrado KERSHAW (1962) para *Carex bigelowii* y *Festuca rubra* en la landa de *Rhacomitrium* de Islandia.

La ausencia de plantas anuales en la alianza *Rosmarino-Ericion* del sur de Francia, se debe igualmente a motivos edáficos, tal como dificultades en la germinación en suelos margosos enlodados (véase pág. 505), y no, como DELEUIL (1951) pensaba, a secreciones tóxicas de las raíces de las especies características (*Erica multiflora, Lithospermum fruticosum, Helianthemum lavandulaefolium, Globularia alypum, Staehelina dubia, Linum glandulosum* y *Rosmarinus officinalis*).

GRÜMMER (1956) ha recopilado toda la múltiple bibliografía referente a la alelopatía. Llega a la conclusión de que todos los datos aportados respecto a la fatiga del suelo o a la «teoría de las toxinas» pueden tener otro significado.

Lo que es seguro, es que no ha podido demostrarse con certeza una influencia significativa por toxinas segregadas, ni en la vegetación natural, ni en la poco alterada por el hombre.

Las dificultades que se oponen a la estima de la competencia entre las raíces, se ven aumentadas por la actividad bacteriana y fúngica en la rizosfera (véanse GÄUMANN y JAAG, 1950), por la respiración de las raíces, por las secreciones específicas de las raíces, por las sustancias pectínicas procedentes de la cubierta mucilaginosa de las raíces, por la absorción desigual de iones salinos nutritivos (DÜGGELI, 1933), por la fauna edáfica y por la disolución de radioisótopos, etc.

Giberelina. Las acciones de las auxinas y los fenómenos desencadenados por un hongo inferior (*Gibberella fujikuroi*), bien conocidos tan sólo a partir del último decenio, pertenecen también a las influencias recíprocas entre las plantas. La giberelina, como sustancia orgánica activa provoca en algunas plantas la aceleración de la germinación, el crecimiento y la floración.

Tal como señala KNAPP (1962, pág. 201), esta influencia puede deberse tanto a modificaciones del microclima o del contenido en nutrientes del suelo y oligoelementos a través de plantas vecinas, como a secreción y lavado de compuestos orgánicos activos en pequeñísimas cantidades, procedentes de hojas y raíces. La giberelina desencadena tanto efectos favorecedores como inhibidores, y actúa, aparentemente, sobre la vida en común de las plantas. El fotoperiodismo está también influido por la giberelina. Favorece la vernalización de ciertas especies por acción del frío, esto es, el crecimiento y la facilidad de floración (CHOUARD, 1962, pág. 59; BIRECKA, 1962).

De la recopilación de los resultados actuales, realizada por BIRECKA (l. c.) y BIRECKA y ZEBROWSKA (1962), se desprende hasta donde son divergentes los puntos de vista acerca del grado de acción de las giberelinas. Aún no sabemos actualmente si esta sustancia activa puede intervenir en la vida social de las plantas y, caso de hacerlo, de qué modo.

Radiactividad y vegetación. Un campo aún casi sin estudiar es el del significado de la radiactividad para la vegetación. En los EE. UU. se han iniciado estos estudios con la asimilación de radionucleótidos por ciertas plantas y masas vegetales.

Los resultados con el estroncio (Sr^{90}) parecen los más significativos. En el curso del período de vegetación de 1960 resultó una asimilación de Sr^{90} cinco veces superior, calculada por metro cuadrado de vegetación (AUERBACH y colaboradores, 1961).

Influencias del macroclima sobre la vida en común. Son difíciles de estimar las influencias del macroclima en la vida social de las plantas y su comportamiento recíproco, aunque sólo sea porque los resultados de los experimentos y las observaciones se ponen de manifiesto a lo largo del tiempo y, además, porque están influidos por múltiples factores secundarios.

Las observaciones realizadas bajo condiciones externas extremas acerca del comportamiento de las especies y las comunidades a lo largo de períodos extraordinariamente fríos, secos, lluviosos o ricos en nevadas, son las que se adaptan mejor a consideraciones de este tipo.

Acción de las heladas. Los meses de febrero de 1929 y 1956 fueron muy apropiados para determinar la verdadera capacidad de resistencia de las partes vegetales asimiladoras frente a la congelación. Muchos investigadores se han ocupado de la reacción de las plantas frente a temperaturas extremas, como las que se presentan tan sólo una o dos veces por siglo.

LAUNRENT (1930), A. y O. DE BOLÒS (1956), R. y R. MOLINIER (1956), BERNER (1956), FERRÉ (1957) y M. WRABER (1957) informan de los daños provocados por la helada en las plantas y las asociaciones mediterráneas. Las heladas de 1929 y 1956 fueron catastróficas para los árboles de cultivo. Cientos de miles de laureles y olivos murieron o perdieron las hojas y las ramas. En los años siguientes, sólo pudieron recuperarse muy difícilmente y tan sólo en parte.

Anagyris foetida, Pistacia lentiscus y *Cneorum tricoccum* sufrieron mucho en algunos lugares de la garriga de Montpellier en 1956. En *Quercus coccifera* sólo las ramas jóvenes presentaron daños por la helada; *Quercus ilex* mostró muy pocos, o ningún daño por el frío. La temperatura mínima osciló durante varias noches alrededor de los −12° a −14 °C.

Las especies del *Crithmo-Staticetum* de las rocas costeras de la Costa Azul fueron las que más sufrieron en Provenza. Las partes aéreas de las especies características de la asociación, *Lotus cytisoides* y *Senecio crassifolius*, y también *Crithmum maritimum* y *Asteriscus maritimus*, muy frecuentes, murieron; las pérdidas de *Limonium minutum* fueron del 90% (MOLINIER). La temperatura mínima absoluta fue de −13,3° el 10 de febrero.

El bosque climácico del *Quercetum galloprovinciale* casi no sufrió en toda la región entre la Costa Azul y Cataluña, mientras que no fueron raros los daños por el frío en arbustos del sotobosque que crecían aisladamente. Tal como cabe esperar, las plantas leñosas de distribución meridional estuvieron más afectadas por el frío en su límite septentrional; las consecuencias de las influencias climáticas extremas son en general más claras en los límites del área de distribución, sobre todo si condiciones anormales se extienden a lo largo de mucho tiempo, o si se repiten frecuentemente.

En el interior de las poblaciones del *Quercetum ilicis galloprovinciale* no debió bajar la mínima en 1956 de 6 a 7°, por lo que la asimilación no sufrió ninguna interrupción, ya que *Quercus ilex* todavía asimila a esta temperatura (PISEK y REHNER, 1958).

Los valores extremos anteriores se superaron el 13 de febrero de 1929 en

Provenza. Marsella registró −14,3° con un viento huracanado, y la posada de la Ste. Baume registró −17° durante el día y −19° durante la noche.

Los daños sobre la vegetación fueron considerables. Incluso *Quercus ilex* sufrió mucho, aunque se recuperó; las ramas jóvenes de *Quercus coccifera, Pistacia lentiscus, Rhamnus alaternus, Smilax aspera* y sobre todo *Ulex parviflorus* se congelaron. Los arbustos volvieron a retoñar más tarde, con excepción de muchos ejemplares de *Ulex* (LAURENT, l. c.). La sensibilidad de *Ulex* frente a la helada puede considerarse como una señal del origen atlántico del género.

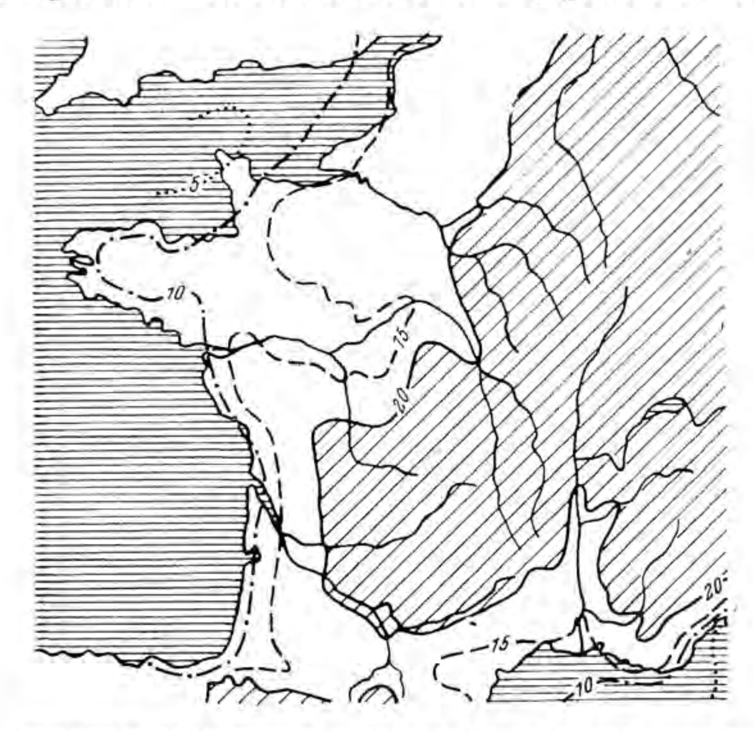


FIG. 337. Distribución de las mínimas absolutas en febrero de 1956 (según FERRÉ, 1957).
. . . . . —5°   —·—·—·—10°   – – – – —15°   ———————20°

Bajo la influencia atlántica en la costa occidental francesa los daños en 1956 no fueron muy superiores a los de la región mediterránea. *Quercus ilex* sobrevivió a febrero incluso en Montauban y, cultivado, en Toulouse (véase Fig. 337).

Quercus ilex se mantuvo intacto en el litoral atlántico; allí tampoco sufrió casi nada *Rhamnus alaternus* (RUFFIER-LANCHE, 1958).

Igual que las temperturas bajas, una cobertura excesiva de nieve puede ser también perjudicial para la vegetación y determinar el diferente desarrollo de las especies. Una cubierta moderada de nieve es imprescindible para la hivernación sin daños en algunas comunidades.

Las condiciones de competencia y de la residencia ecológica de las especies y comunidades, dependientes de la cubierta de nieve, se han estudiado desde hace mucho tiempo en los países nórdicos, especialmente en Finlandia, y en los Alpes.

Cobertura por la nieve. El suelo de los Alpes no está casi nunca helado bajo una capa de nieve de 1 ó 2 m de espesor, por lo que muchas especies siguen creciendo bajo la nieve y algunas incluso producen yemas florales. *Soldanella alpina* y *S. pulsilla* estaban en floración cuando se encontraron bajo una capa de nieve de 0,5 m de grosor; igualmente *Crocus vernus, Scilla bifolia* y *Saxifraga oppositifolia* (Br.-Bl., 1913) y en Europa oriental *Scilla sibirica* (Keller, 1927). Las especies siguientes presentaron nomofilos verdes y turgentes el 22 de enero de 1904 en el Malixeralp, junto a Chur (1700 a 1800 m), bajo 50 a 120 cm de nieve (suelo húmedo, no helado, temperatura 0°, temperatura atmosférica 12 °C): *Luzula multiflora, Potentilla aurea, Sieversia montana, Trifolium thalii, Pyrola minor, Vaccinium myrtillus, Soldanella alpina, Gentiana kochiana, Ajuga pyramidalis, Galium pumilum, Homogyne alpina* y *Hieracium alpinum.*

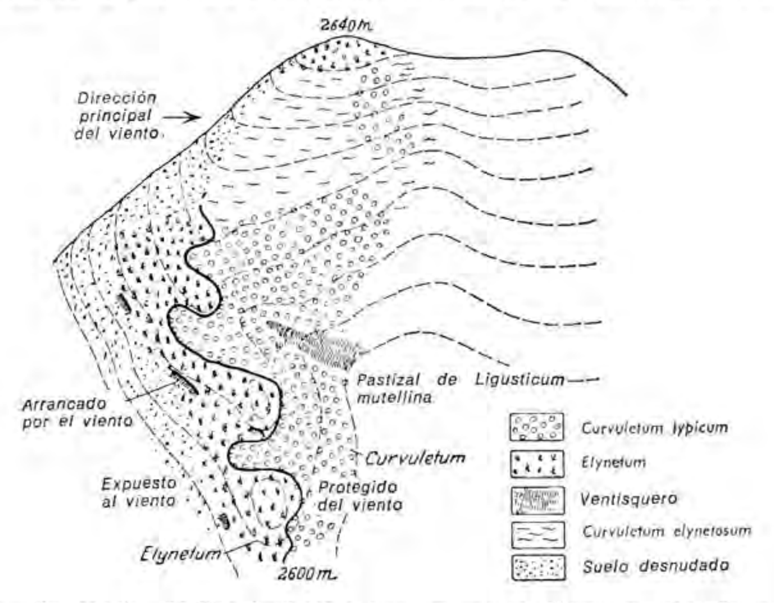


Fig. 338. Alternancia, debida al viento y la nieve, entre *Elynetum, Curvuletum elynetosum, Curvuletum typicum* y ventisquero de *Ligusticum* en el Murterjoch, 2600 m (de Br.-Bl. y Jenny, 1926).

El microclima de las comunidades de los ventisqueros es equilibrado y constante; las oscilaciones anuales son muy pequeñas gracias a la capa invernal de nieve.

Innivación y comunidades vegetales. En las regiones con nieves abundantes pueden distribuirse las comunidades según su comportamiento con respecto a la capa de nieve como factor del hábitat. Unas de ellas (quionófilas) necesitan la protección de la nieve y sólo se desarrollan cuando han estado bajo una capa de nieve considerable en invierno durante bastante tiempo; otras huyen de la nieve (quionófobas), y no soportan una innivación larga. Ninguna comunidad tiene un comportamiento indiferente frente a la cubierta de nieve, y muy pocas especies se desarrollan tanto en los hábitats que no tienen nunca nieve, como en los hábitats con largas épocas de innivación.

La quionofobia y la quionofilia se basan principalmente en la mayor o menor capacidad de resistencia de las comunidades frente a la helada y a la desecación invernal en los suelos helados, y también en el caso de la quionofilia, en la capacidad de continuar el desarrollo en ausencia casi total de luz bajo la capa de nieve, y de alcanzar la floración y la fructificación en pocas semanas, después de la fusión de la nieve.

GRISCH (1907) ha investigado el efecto perjudicial de la ausencia artificial de nieve sobre la vegetación de un prado de *Trisetum flavescens* a 1240 m s.n.m., normalmente cubierto durante varios meses por la nieve. La zona mantenida



FIG. 339. Facies de *Ligusticum mutellina* del ventisquero de *Salix herbacea* en el Tatra, 1960 m. Se reconocen: *Salix herbacea, Ligusticum mutellina* y *Soldanella carpatica*. (Foto A. ZLATNIK.)

artificialmente sin nieve mostró no sólo una rápida alteración en las relaciones cuantitativas de las especies, sino que en ella la producción fue también significativamente inferior. El número de plántulas el 22 de mayo fue sólo de 17 por pie cuadrado en la zona sin nieve, frente a 104 de la zona limítrofe cubierta durante largo tiempo por la nieve.

Como las semillas de las plantas alpinas germinan ya parcialmente a finales de otoño y durante el invierno, y como muchas especies invernan con brotes verdes, sin un reposo invernal autónomo, o bien se inducen fácilmente a retoñar (véanse BR.-BL., 1913, pág. 45 a 52; RÜBEL, 1925), la importancia de la nieve en los altos Alpes como protectora frente al frío es evidente.

Comunidades de ventisqueros. Las comunidades de ventisqueros de las montañas de la Europa media y meridional, desde el Rilo Dagh hasta los Pirineos, se ordenan en tres alianzas:

El *Arabidion coeruleae*, ventisqueros de suelos ricos en cal, una comunidad marcadamente basófila;

el *Androsacion alpinae*, sobre pedregales meteorizados pobres en cal (*p*H 6,4 a 4,7), una comunidad acidófila del pedregal grosero moderadamente húmedo;

el *Salicion herbaceae*, sobre pedregal fino pobre en cal, limo de glaciar y suelo húmico constantemente húmedo con una podsolización inicial (*p*H 6,5 a 4,6), igualmente acidófilo (Fig. 339).

Están abundantemente representadas y cubren grandes superficies en algunos puntos de los Alpes, mientras que en los Pirineos están muy poco representados y son más pobres en especies, de modo que dan la impresión de ser comunidades relictuales. La mayoría de las especies son de origen nórdico en estas

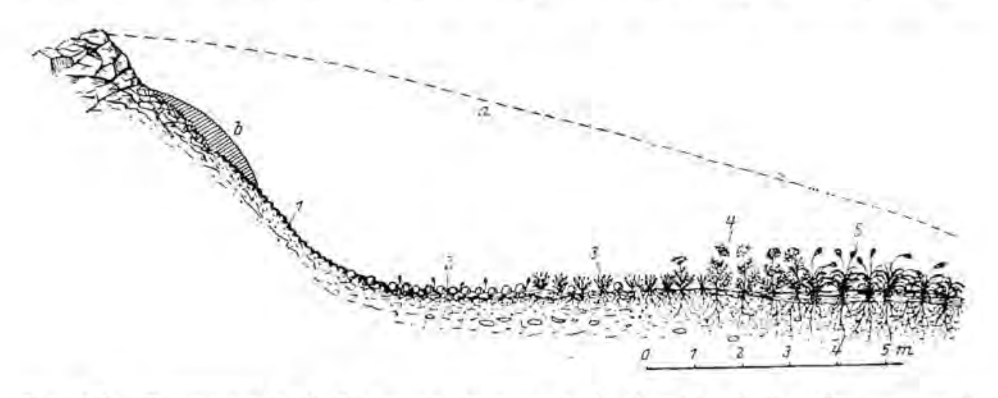


FIG. 340. Toposecuencia de las asociaciones según la duración de la cobertura por la nieve en el Minorjoch, Bernina, 2450 m, en exposición NW. *a*, cobertura invernal de nieve; *b*, restos de nieve el 21 de julio de 1927. *1 Polytrichetum sexangularis*, *2* Facies normal del *Salicetum herbaceae*, *3* Variante de *Gnaphalium supinum*, *4* Variante de *Ligusticum mutellina* del *Salicetum herbaceae*, *5 Caricetum curvulae*.

comunidades, como en las de ventisqueros de las demás montañas de la Europa media y meridional. El espectro geográfico de la asociación basado en el número de especies da un 61% de especies nórdicas y sólo un 6% de especies endémicas en los Pirineos.

La proporción de especies nórdicas se manifiesta mucho más claramente aún cuando el espectro se refiere al grado de cobertura de las especies.

NORDHAGEN (1936) distingue en la alta montaña escandinava las siguientes cuatro alianzas de ventisqueros:

1. Alianza del *Nardo-Caricion rigidae*, relativamente pronto sin nieve.
2. *Cryptogrammo-Athyrion alpestris*, afín a las comunidades megafórbicas medioeuropeas del *Adenostylion*, donde pueden llegar también a predominar helechos, y quizá incluible en esta última alianza.
3. *Ranunculo-Oxyrion*, cercano al *Androsacion alpinae* alpino.
4. *Cassiopo-Salicion herbaceae*, mucho tiempo cubierto por la nieve, con un estrato de musgos y hepáticas, alianza paralela al *Salicion herbaceae* alpino. Según KALLIOLA (1939), las comunidades de esta alianza llegan en el norte de Finlandia hasta los últimos confines de la vida.

DU RIETZ (1942) y GJAEREVOLL (1949) añaden una nueva alianza, el *Polytrichion norvegici,* que está compuesta exclusivamente por criptógamas.

El *p*H del suelo de las comunidades puras de musgos de ventisqueros, del orden *Salicetalia herbaceae,* oscilaba entre 3,6 y 4,7 en Escandinavia, entre 4,6 y 6,5 en los Alpes y entre 4,1 y 7 en los Pirineos (*Polytrichetum sexangularis*). Estas oscilaciones en el grado de acidez son de mucho menor importancia como factores del hábitat, comparadas con la duración de la nieve.

NORDHAGEN introduce el concepto de «hidrófilo temporario» para las comunidades de ventisquero, que están mucho tiempo bajo la capa de nieve; durante el prolongado período de fusión de la nieve, la residencia está siempre inundada de agua y el suelo encharcado, mientras que después de desaparecer la nieve puede secarse intensamente. La mayoría de las asociaciones de ventisqueros hidrófilos temporarios, sobre suelos ácidos pobres en cal, pertenecen al orden *Salicetalia herbaceae* extendido en las montañas medioeuropeas y nórdicas.



FIG. 341. Perfil de gley nival bajo un *Polytrichetum sexangularis* en los Pirineos orientales, 2200 m (de BR.-BL., 1948).

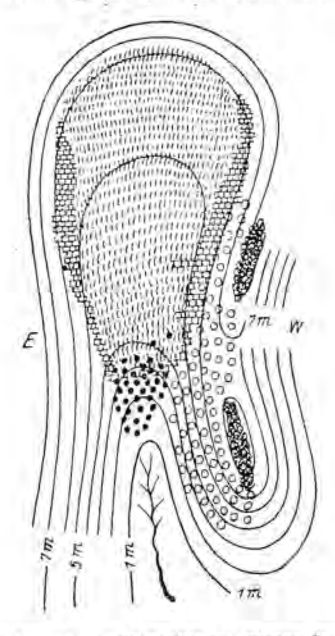
La larga humectación del suelo conduce en el perfil del suelo a la formación de un horizonte gley marmorizado (Fig. 341).

Este gley nival se caracteriza por manchas de hierro de color rojo herrumbre, abundantes y diminutas (hasta 0,5 cm de ancho); en los Pirineos orientales, sobre granito, tiene una reacción débilmente alcalina (*p*H 7,1). Las raíces de las plantas no sobrepasan el horizonte gley. Después de secarse el suelo desaparecen las manchas de herrumbre, como consecuencia de la reducción del Fe_2O_3.

Naturalmente, puede suceder también que complejos de vegetación completos estén durante uno, o incluso dos veranos, cubiertos por la nieve, o que ésta

desaparezca muy tarde, por lo que se presenten desplazamientos en el área de contacto de las comunidades. Después de dos inviernos con nieves muy abundantes pudo apreciarse en los Pirineos orientales una clara extensión del *Salicion herbaceae* a costa de la alianza del *Nardion*. Sobre los restos muertos de *Nardus stricta, Agrostis rupestris, Carex pyrenaica, Trifolium alpinum,* etc., se habían implantado numerosas especies del *Salicion herbaceae,* como *Sagina saginoides, Cardamine alpina* y *Sibbaldia procumbens* (Br.-Bl., 1948).

Oswald Heer (1837) denominó ya simplemente «Schneetälchen» (pequeños ventisqueros) a las comunidades del *Salicion herbaceae* alpino.



a · b · c · d · e

a Polytrichetum sexangularis (Duración de la nieve de 8½ meses a 9½).
b Salicetum herbaceae (Duración de la nieve de 8 meses a 9.
c Facies de Gnaphalium supinom (Duración de la nieve de 8 meses a 9).
d Curvuletum (Duración de la nieve de 7 meses a 8).
e Loiseleurietum cetrarietosum (siempre sin nieve)

Fig. 342. Ordenación topográfica de algunas asociaciones con distintas coberturas de nieve en el Alp Farur, Grisones, 2350 m (según Br.-Bl. y Jenny, 1926).

La alianza se divide en varias asociaciones y muchas subunidades, que presentan distintas necesidades respecto a la duración de la época de vegetación, sin nieve (Fig. 342). El *Salicetum herbaceae* necesita una época sin nieve de dos y medio a cuatro meses. El *Polytrichetum sexangularis,* una comunidad de musgos y hepáticas, necesita sólo de uno y medio a tres meses, pero puede permanecer excepcionalmente hasta más de un año bajo la nieve (Fig. 343).

Anthelia juratzkana, Gymnomitrium varians, Dicranum falcatum y *Pohlia commutata* son los primeros colonizadores en los estadios iniciales de la asociación sobre suelos brutos. En sus almohadillas se implanta fácilmente *Polytrichum sexangulare,* que puede llegar a predominar posteriormente. Las asocia-

ciones pirenaicas vicariantes de la alianza coinciden ampliamente con las alpinas (véase Br.-Bl., 1948).

Los pioneros de las asociaciones de ventisqueros en localidades nivales se han adaptado de múltiples maneras al corto período de vegetación y por ello representan también una comunidad vital ecológicamente muy bien delimitada.



Fig. 343. Comunidad permanente de ventisquero (*Polytrichetum sexangularis*) en el Val Minor, Bernina. (Foto Klika, Excurs. S.I.G.M.A.)

Las principales adaptaciones son:

1. Extensa preparación y desarrollo de las yemas florales y foliares bajo la capa de nieve. Todos los musgos y la mayoría de las fanerógamas[1] invernan con brotes verdes por debajo de la nieve.
2. Reproducción vegetativa por estolones (en *Luzula spadicea, Salix herbacea, Arenaria biflora, Cerastium cerastoides, Alchemilla pentaphyllea* y *Veronica alpina*).
3. Crecimiento cespitoso denso o fasciculado con capacidad de expansión periférica. No hay plantas anuales.
4. Gran limitación de la esfera vegetativa. Las plantas de los ventisqueros son los pigmeos de la flora alpina. La formación accesoria de yemas foliares está reprimida y la energía de reproducción utilizada al máximo; sobre un tallo muy pequeño se encuentra el primordio floral. *Cardamine alpina, Ranunculus pygmaeus, Soldanella pusilla, S. minima* y *Gnaphalium supinum* son los representantes más pequeños de sus géneros.
5. Desarrollo muy rápido después de la fusión de la nieve y pronta maduración de la semilla. En pocas semanas se cierra el ciclo vital desde la yema a la formación de las semillas.

El *Salicion herbaceae* se caracteriza por una serie bien marcada de especies características, cuyo óptimo vital cae dentro del marco de la comunidad. *Car-*

[1] *Arenaria biflora, Cerastium cerastoides, Cardamine alpina, Soldanella* spec., *Gnaphalium supinum,* etc.

damine alpine, Arenaria biflora, Alchemilla pentaphyllea y *Soldanella pusilla* son paleoendemismos del sistema alpino medioeuropeo.

Las comunidades de líquenes son también muy sensibles a la innivación. Mientras que la asociación de *Umbilicaria cylindrica* ocupa prominencias casi siempre sin nieve en invierno (ED. FREY, 1923), el *Anthelietum* y el *Solorinion croceae* se mantienen en los ventisqueros.

E. PORSILD (1957) diferencia en el Artico una vegetación de «snowpatch» y otra de «snowbed». La última, equivalente a la de los ventisqueros de las montañas medioeuropeas, necesita una innivación profunda durante largo tiempo, que sólo es soportada por pocas plantas, especialmente adaptadas y de reproducción vegetativa en general. La flora de «snowpatch» (mancha de nieve) bajo una cubierta de nieve de poco grosor y que se funde rápidamente, se compone principalmente de sauces, abedules rastreros y landas. Esta distribución de la vegetación permite a los ingenieros de caminos leer en la cubierta vegetal la altura de la nieve esperada en invierno.

En las tierras altas del norte de Escocia se implanta un pastizal de *Deschampsia flexuosa* y *Carex bigelowii* bajo una profunda cubierta de nieve en las laderas este y norte, mientras que la comunidad de hepáticas y *Salix herbacea* prefiere una cubierta de nieve poco gruesa (INGRAM, 1958).

Comunidades forestales e innivación. En las regiones forestales de la zona subártica y en el piso subalpino de los Alpes y montañas medias puede demostrarse igualmente por todas partes la influencia sobre la vegetación de la cubierta de nieve. Grandes masas de nieve, pero que no se funden demasiado tarde, favorecen el desarrollo de los pastizales con arbustos y de las poblaciones de aliso alpino, del *Rhododendro-Vaccinion* y de los herbazales megafórbicos de *Adenostyles, Cicerbita alpina, Cirsium spinosissimum,* etc. (Fig. 344). En todas las montañas de la zona templada con abundantes nevadas se llega al establecimiento de herbazales megafórbicos de este tipo.

El sotobosque y la cubierta del suelo del bosque reciben cantidades muy variables de nieve, según cual sea el estrato arbóreo, ya que las copas de los árboles retienen la nieve con distinta intensidad. Según BÜHLER (1918), la picea retiene por término medio de un 55 a un 80% de la nieve en su copa y el haya tan sólo del 10 al 15%; el monte bajo de quince años de *Carpinus, Corylus,* etc., tan sólo el 3%. Por tanto, en el monte bajo y en el matorral hay que esperar la mayor influencia del factor nieve sobre el estrato más cercano al suelo.

En los bosques bajos de *Pinus mugo* y *Erica carnea* (*Mugo-Ericetum*) de las montañas calcáreas entre el Inn y el Adigio pueden diferenciarse varias subasociaciones dependientes de la cobertura de la nieve:

1. El *Mugo-Ericetum cladonietosum* con un sotobosque exuberante de líquenes dendroides (cubierta máxima de nieve unos 7 meses), en las umbrías y en las concavidades conocidas con el nombre de «Schneefängen». Las especies de mayor cobertura son *Cladonia alpestris, C. rangiferina, C. silvatica y Cetraria islandica,* con *Vaccinium uliginosum.*
2. El *Mugo-Ericetum hylocomietosum* rico en musgos con una cobertura breve de nieve, de 1 a 3 semanas más corta. Generalmente dominan *Hylocomium proliferum, H. triquetrum, Pleurozium schreberi* con *Vaccinium myrtillus* y *Erica carnea.*
3. El *Mugo-Ericetum caricetosum humilis.* Duración de la nieve de 5 1/2 a 6 meses. Predominan *Erica, Polygala chamaebuxus, Vaccinium vitis-idaea* y acompañantes termófilos; musgos y líquenes pierden importancia.

Naturalmente, estas subasociaciones no son sólo dependientes de la duración de la innivación, aunque sí sea éste uno de los factores decisivos.

En algunos bosques puede leerse en los troncos de los árboles, por la distribución de los líquenes, la altura de la nieve en invierno. Un indicador especialmente bueno de la altura de la nieve es *Parmelia olivacea,* que cubre en la región de Sylene los troncos de abedul hasta la superficie de la nieve, y que



FIG. 344. *Alnetum viridis* con *Adenostyles alliariae, Achillea macrophylla,* etc., en St. Antönien, Alpes Grisones. (Foto AUER.)

no se presenta por debajo de ella. La deficiencia de luz es lo que determina probablemente que la especie se mantenga alejada de la parte del tronco cubierta por la nieve (NORDHAGEN, 1927).

De un modo semejante puede utilizarse el *Parmeliopsidetum ambiguae,* con *Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta, P. aleurites* y *Biatora pullata* como indicador del nivel de la nieve, ya que recubre la base de los troncos y desaparece por encima de la capa de nieve (KLEMENT, 1959).

La subasociación del *Lycopodio-Mugetum* investigada por J. L. RICHARD, que recube al pie norte una hondonada rocosa a 1190 m, constituye un raro ejemplo de una inversión particular de la vegetación en el piso subalpino del

Jura occidental, provocada por la acumulación de nieve. Se trata de una población de picea de más de cien años y que no supera los 1 ó 2 m de altura; no queda sin nieve hasta finales de mayo e incluye a una serie de especies alpinas, como *Dryas octopetala, Arctostaphylos alpina, Lycopodium selago, Carex sempervirens, Hutchinsia alpina* y *Soldanella alpina,* junto a una vegetación arbustiva densa de carácter subalpino con *Rhododendron ferrugineum, Sorbus chamaemespilus, Salix appendiculata, Empetrum hermaphroditum* y *Vaccinium uliginosum.* La misma comunidad había ya sido observada en el Jura meridional por MOOR y SCHWARZ en 1957.

El suelo de esta comunidad, muy localizada, permanece en determinados años continuamente congelado, y la cubierta de nieve invernal es todavía de 1,5 m en abril. Incluso a mediados de julio la temperatura del suelo en el horizonte C, de 130 a 160 cm de profundidad, está algo por debajo de 0°.

En esto se basa la severa selección de especies y la eliminación de la mayoría de las especies normales a estas altitudes.

Efecto de la sequía. Lo mismo que los años excesivamente fríos, con nieve abundante y húmedos, los años extraordinariamente secos son perjudiciales para comunidades enteras, mientras que favorecen a otras.

Una extraordinaria sequía durante varios años tuvo como consecuencia la muerte de muchos árboles en la región de contacto entre la clímax forestal y la de estepa herbácea en el oeste americano medio (ALBERTSON y WEAVER, 1945). La causa principal fue la falta de agua utilizable, unida a una humedad atmosférica baja, evaporación elevada y vientos secos. Muchas especies fueron incapaces de adaptarse a las nuevas condiciones del hábitat. Las plantas debilitadas mostraron siempre ser más susceptibles a las enfermedades parasitarias.

En la verdadera región de la pradera murió en el año de sequía de 1934 entre un 10 y un 25% de la vegetación. En los claros se introdujeron muchas plantas anuales y ruderales, como *Erigeron annuus, E. ramosus, Bromus secalinus,* y, más tarde, plántulas de *Koeleria cristata* y *Agropyron smithii.*

Manifestaciones semejantes se ponen de manifiesto en todas partes cuando la sequía es excepcional. En los años marcadamente secos el agua se vuelve un factor en mínimo, y los daños por la sequía se manifiestan directa e indirectamente en la composición del tapiz vegetal.

La extraordinaria sequía del verano de 1949 dañó mucho a las poblaciones del *Ulicion,* de raíces poco profundas, en el SW de Irlanda, en las laderas pendientes y de suelo poco profundo; murieron muchos arbustos de *Ulex, Calluna* y *Erica cinerea,* o estuvieron a punto de morir. Incluso las especies xéricas de las comunidades de pastizales secos en el interior del Valais sufrieron en 1949. DE LA FOUCHARDIÈRE (en *Rev. forestière,* 1949, 6) señala la reacción de las especies arbóreas frente a esta sequía extraordinaria en Bretaña.

B. HUBER (1947) da datos interesantes referentes a las consecuencias de la sequía de 1947 sobre el bosque.

De las observaciones realizadas por SCHMITHÜSEN (1948) se desprende cómo resultó incrementado el efecto del período de sequía sobre la vegetación en Alemania occidental por las condiciones del terreno (exposición, inclinación, tipo de suelo, subsuelo). Los mayores efectos de la sequía se presentaron en los suelos pedregosos poco profundos con un subsuelo permeable. En la zona marginal del Schwäbische Alb podían seguirse ciertas capas de caliza en todos sus detalles, como bandas pardas, que resaltaban del bosque verde por sus árboles secos.

LÜDI y ZOLLER (1949) han representado gráficamente los desplazamientos de especies en el *Arrhenatheretum* del norte de Suiza bajo la influencia de dicho verano seco.

Acción del calor. STOCKER (1954, 1960) y LANGE (1959) han estudiado en el Sáhara el comportamiento de xerófitos extremos frente a las altas temperaturas estivales. Las distintas especies tuvieron comportamientos muy distintos. Incluso xerófitos extremos, como *Anabasis aretioides,* mostraban al mediodía una



FIG. 345. Población de *Erica arborea* en un bosque de *Quercus suber* (*Oleo-Ceratonion*) del norte de Túnez, junto a Tabarka. (Foto HUECK, Excurs. S.I.G.M.A.)

considerable transpiración a través de los estomas, mientras que la asimilación se interrumpía ya por la mañana, a pesar de que los estomas estuviesen abiertos. En otras especies menos xéricas, como *Citrullus colocynthis,* es necesario el mantenimiento de una transpiración activa, para poder mantener la temperatura de las hojas por debajo del límite de resistencia al calor en los días más extremos (STOCKER, 1957). El efecto de la sequía y el calor disminuye mucho gracias a la existencia de estratos superiores resistentes a la sequedad. En la región mediterránea subtropical, el bosque cerrado de *Quercus suber* representa una gran protección frente a la sequía, para la vegetación inferior, más sensible (Fig. 345).

CAPITULO QUINTO

SINDINAMICA

La ciencia de la sindinámica o de la sucesión, se ocupa de la constitución y desaparición de las comunidades vegetales, tal como podríamos decir que sucede bajo nuestros propios ojos. No debe confundirse con la historia de la vegetación, o sea el estudio del pasado histórico, las modificaciones en la vegetación que han tenido lugar en un pretérito muy antiguo o prehistórico, y cuyo proceso hay que reconstruir con mucho trabajo a partir de restos vegetales, impresiones, fósiles, restos de madera y frutos o del polen.

En ningún otro campo de la ciencia de la vegetación se encuentran tan ligadas la verdad y la imaginación, como en la sindinámica. La fantasía dispone aquí de un amplio campo, y es a veces difícil poder diferenciar la realidad de lo hipotético.

Aspectos históricos. A. P. DE CANDOLLE fue el primero en señalar los cambios en la vegetación en su «Essai élémentaire de géographie botanique» (1820). Sin embargo, el verdadero fundador de la sindinámica es el viejo maestro KERNER. En su «Pflanzenleben der Donauländer» (1863, pág. 12), lleno de entusiasmo por la naturaleza, escribe: «qué interés no reside en el estudio y desarrollo de cada comunidad y en seguir su formación, su constitución y su desaparición». WARMING (1895) fue el primero en reconocer la generalidad de los cambios de la vegetación. A los investigadores norteamericanos H. C. COWLES y F. CLEMENTS les debemos el mérito de haber comprendido totalmente el significado de la investigación dinámica de la vegetación y de haberlo valorado. COWLES estableció en 1899 las bases del criterio «dinámico» en el estudio de la vegetación, predominante hasta el momento actual en los países de habla anglosajona. CLEMENTS intentó trazar las grandes líneas maestras del desarrollo de la vegetación en la Tierra e incluirlas en un sistema (1916). Con WEAVER y HANSON puso a punto métodos para investigar los procesos dinámicos en la vegetación («Plant competition», 1929), y propuso también la clasificación de las comunidades vegetales sobre una base dinámico-genética. A la aceptación general de sus concepciones grandiosas y ricas ideas se oponen, sin embargo, su esquematismo exagerado y una nomenclatura muy complicada. También se le ha echado en cara con razón que al considerar ante todo el aspecto dinámico, frecuentemente hipotético, descuidaba demasiado el momento estático, el reconocimiento de las unidades sociales, que han de ser siempre la base de la investigación de la vegetación.

Este reproche no puede hacerse a los investigadores europeos, que han prestado atención a la sucesión de la vegetación.

Dos suizos, R. SIEGRIST (1913) y E. FURRER (1914, 1922), observaron por separado las modificaciones que se dan a lo largo del tiempo en la cubierta vegetal y basaron en estas modificaciones sus estudios geobotánicos. El primero estudió las modificaciones de la vegetación a lo largo del río Aar, el segundo la vegetación de las montañas de los Alpes, sometidas a muchos cambios.

A estos pioneros les siguió inmediatamente W. LÜDI (1919, 1921) y otros muchos investigadores. Actualmente ya no puede olvidarse la consideración de la sucesión de la vegetación en una investigación fitosociológica regional.

A) Primera colonización

Todo está en constante movimiento; la envoltura de la Tierra no supone ninguna excepción; tierras desnudas resultan de la elevación de los terrenos, a causa de las mareas, erupciones volcánicas, terremotos, corrimientos de tierras, inundaciones, o por acción del viento, y además las acciones destructivas humanas proporcionan también las condiciones para la evolución de la vegetación.

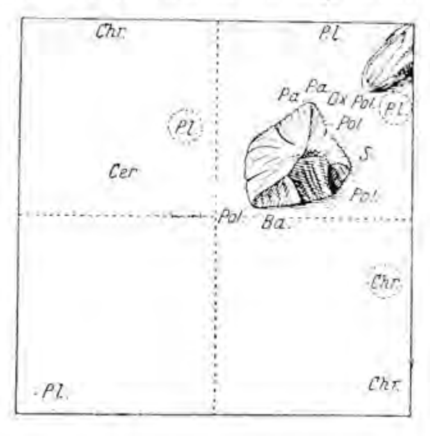


FIG. 346. Fase inicial del *Oxyrietum* sobre suelo de morrenas originada por diseminación de semillas, en el glaciar Sesvenna, a 2700 m y a 40 m de distancia del borde del hielo (1 m²)

P.l. Poa laxa, P.a. Poa alpina. Ox. Oxyria digyna, Pol. Pohlia commutata, Cer. Cerastium cerastoides, S. Sesleria disticha (estéril). *Chr. Chrysanthemum alpinum, Ba. Bartramia ityphylla.*

La primera colonización por animales y plantas de un suelo sin vegetación es tanto más rápida cuanto más cercano se encuentre el terreno que tenga vegetación, cuanto mejor actúen los medios de diseminación y cuanto mayor sea la accesibilidad del hábitat (*Accessibilité*, HEIMANS, 1954).

La tierra desnuda, sin plantas, puede ser colonizada tempranamente por pioneros de la asociación apropiada al hábitat correspondiente (Fig. 346).

Etapas del pedregal. La colonización no es tan rápida en ningún lugar, como lo es en las superficies de escombros o pedregales, que se han formado debido a la intervención humana. Disponemos de una información precisa de este aspecto gracias a las investigaciones de KREH (1955) acerca de la sucesión de etapas en la colonización por los vegetales de los escombros de los bombardeos en Stuttgart.

Como primeros colonizadores aparecen sobre todo las anemocoras anuales de crecimiento rápido, favorecidas por su gran producción de semillas; les siguen inmediatamente los terófitos nitrófilos con semillas pesadas: quenopodiáceas, poligonáceas, etc.

Una segunda ola de colonización comprende predominantemente hemicriptófitos, a los que siguen en la tercera ola algunos arbustos y árboles adaptados a la diseminación por el viento, así como algunas especies zoocoras (*Sambucus nigra, Solanum dulcamara*). Se trata de estadios de desarrollo muy inestables en el sentido de PFEIFER (1960) y GIACOMINI y GENTILE (1961); aún no puede hablarse de verdaderas comunidades. Todo el proceso de sucesión se desarrolla en unos diez años; se interrumpe antes de que se alcance una comunidad permanente (KREH, 1955).

Colonización de islas. En contraposición al crecimiento discontinuo y muy rápido que se acaba de mencionar, la colonización de islas recién formadas transcurre lentamente. La diseminación por el agua, el viento, los animales y el hombre se reparten la tarea.

Las investigaciones llevadas a cabo por los científicos finlandeses durante un tiempo superior a la vida de un hombre nos informan de la ocupación de los islotes situados junto a tierra firme.

HÄYRÉN (1914, 1931) se ocupó entre 1907 y 1913 de la flora y la vegetación de 19 de ciertos islotes (Schären) en la región de Tvärminne. Su trabajo supone el punto de partida para todas las investigaciones posteriores; LUTHER (1961) lo completó con amplias investigaciones propias.

La elevación de las rocas marítimas del sur de Finlandia supuso unos 42 cm a lo largo de un siglo. Ya que la altitud de los islotes oscila entre 2 y 12,6 m, la edad de los más altos será de 2400 a 3000 años.

Los acantilados recientes están cubiertos por el agua marina demasiado frecuentemente como para poder albegar plantas, pero los islotes de 5 m de altura pueden albergar hasta 100 plantas vasculares que se distribuyen entre todas las formas vitales. La llegada de semillas ha tenido lugar a través del viento, las aves o el mar; en muy pocos casos existe la duda de una introducción por el hombre. El desarrollo posterior de la flora y la vegetación depende de la altura y extensión de los islotes, que sólo en casos excepcionales superan 1 ha, así como de su relieve. En las hondonadas planas se desarrolla una vegetación de turbera baja, que es sustituida por *Lysimachia vulgaris, Filipendula ulmaria, Ranunculus acer* y posteriormente por *Juniperus commuis.* Como primera especie arbórea aparece el ornitocoro *Sorbus aucuparia.* Siguen *Alnus glutinosa, Betula pendula, B. pubescens, Populus tremula, Salices, Picea abies* y *Pinus silvestris. Pinus silvestris* es el que tiene la mayor probabilidad de constituirse en población, aunque en ninguno de los islotes investigados se haya podido ver todavía ningún estadio de bosque de pino (LUTHER, 1961).

S. BIRGER (1906) ha investigado, desde el punto de vista del incremento en el número de especies, algunas islas del lago Hjälmaren (Suecia) aparecidas como consecuencia del descenso del nivel del agua.

Al cabo de cuatro años del descenso se encontraban ya en las islas 2 musgos y 113 fanerógamas, entre ellas 5 árboles en 40 individuos. Seis años después se encontraban 12 líquenes, 18 musgos y 184 fanerógamas, entre ellas 10 especies arbóreas. Veintidós años después del descenso se contaron 32 líquenes, 43 musgos y 202 fanerógamas, entre ellas 14 árboles.

Las altas montañas aisladas y las islas deshabitadas muy separadas de tierra firme se caracterizan por una gran pobreza de plantas. Como ejemplo puede servir la isla rocosa de San Ambrosio en el océano Pacífico, a 859 km de la tierra firme chilena y a 777 km de Juan Fernández. KUSCHEL (1962) ha registrado con exactitud esta isla volcánica de 8 a 9 km² de extensión y 478 m de

altitud y no ha encontrado más de 17 fanerógamas; su flora se compone de un arbolillo en roseta, 7 arbustos, entre ellos el endemismo genérico *Sanctambrosia,* 8 anuales y una hierba perenne. Aunque las condiciones ecológicas sean también apropiadas para algunos helechos, tal como señala KUSCHEL, ninguno ha llegado hasta la isla, cuyo origen se encuentra probablemente en el plioceno.

Las montañas aisladas, como las tierras altas del Sáhara central, son algo más ricas en especies, ya que tal como señala QUÉZEL (1961), puede haber existido una relación más estrecha con regiones lejanas en otras épocas climáticamente más favorables a la inmigración.

Artico. DANSEREAU (1954) ha investigado la colonización de las tierras desnudas hiperbóreas en un estudio acerca de la isla Bray en la Tierra de Baffin. En la extensa playa plana, casi sin vegetación, pedregoso-arenosa o margosa, salpicada de lagunas, y rodeada por cinturas de colmatación, crecen plantas fasciculadas dispersas. La isla, surgida hace unos cien años de las olas, cuenta actualmente, junto a numerosos musgos y líquenes, con 31 fanerógamas, casi todas especies circumpolares de amplia distribución. Entre ellas se cuenta con un 19% de caméfitos, un 72% de hemicriptófitos y un 9% de geófitos rizomatosos; no hay ningún terófito. El género *Saxifraga* es el mejor representado, y la mitad de las especies presentes deben considerarse como raras.

Los dos agentes de diseminación más importantes en la colonización de la isla son el agua y el viento, aunque la diseminación por animales, e incluso por el hombre, debe haber colaborado. La isla Bray recibe la visita de numerosas bandadas de aves en agosto.

La producción de frutos y semillas de las especies deja mucho que desear, y la comparación de la isla con la tierra firme próxima muestra que la colonización no puede considerarse aún de ningún modo concluida. Mientras tanto, el desarrollo de la vegetación ya se ha iniciado y se activa tanto de un modo autogénico, por la propia actividad edificadora de las plantas, como de un modo alogénico, esto es, por acumulación de restos de algas.

Aquí se encuentra seguramente una diferencia capital entre la nueva colonización a nivel del mar en regiones hiperbóreas y el desarrollo de la vegetación en el piso nival de los Alpes, que es exclusivamente autogénico, debido a la actividad edificadora de los propios seres vivos vegetales.

Colonización de las altas cumbres. Las grandes cordilleras calcáreas, que sufren una intensa erosión, ofrecen grandes dificultades petrográficas a la colonización vegetal por encima del límite de la nieve. Las cumbres silíceas, como el Piz Languard (3266 m) en Pontresina y el Piz Linard (3410 m) en la baja Engadina son más favorables para la penetración de la vegetación.

Los musgos y los líquenes foliosos se implantan como primeros pioneros. A 3400 m, y aún algo más arriba en el Linard, se encuentran todavía 25 musgos, 2 hepáticas y 20 líquenes foliosos, que ampliamente diseminados en las rocas y en los pedregales ofrecen minúsculos lugares de germinación a las escasas fanerógamas. Entre los 3350 y 3414 m se encuentran 45 criptógamas frente a 11 fanerógamas (véase pág. 659), y aún la mitad de ellas están representadas sólo por pocos individuos. Al igual que en el Artico, aquí tampoco puede hablarse de una penetración más o menos terminada de la vegetación pionera. Por lo general, se trata de ejemplares aislados sin flor, plantas fasciculadas o en almohadilla, que se fijan en lugares microclimáticamente favorables, sobre los cantos de rocas, en nichos soleados de las rocas, más raramente en pe-

dregales y más frecuentemente sobre almohadillas de musgos o líquenes. Una vez han crecido hasta formar pequeñas alfombras, actúan como centros secundarios de dispersión en el mar rocoso y pedregoso desnudo.

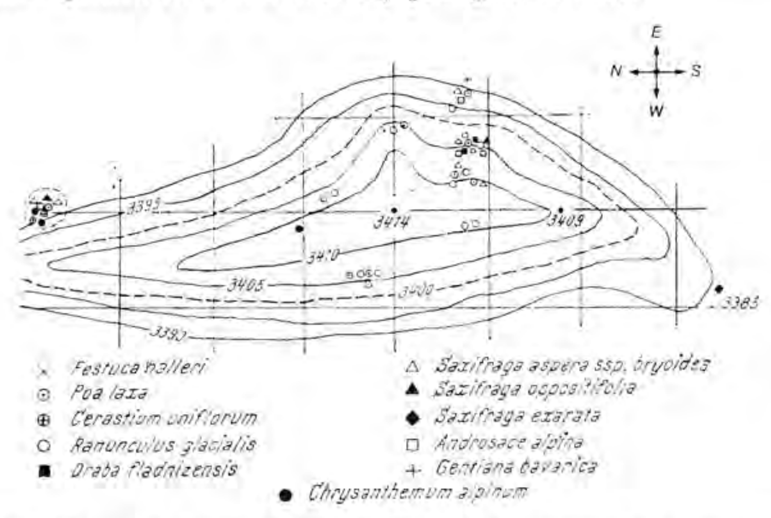


Fig. 347. Distribución de especies en la cumbre del Linard por encima de los 3390 m, 1947 (1:1000).

La última comunidad miniatura, de situación la más elevada en el piso nival del Piz Linard, a 3385 m, es un *Dicrano-Poetum laxae,* compuesto por 6 fanerógamas y 15 criptógamas:

2.2	*Poa laxa*	+	*Rhacomitrium spec.*
2.2	*Saxifraga bryoides*	2.2	*Solorina crocea*
1.2	*Androsace alpina*	1.1	*Cetraria islandica*
1.1	*Cerastium uniflorum*	1.1	*Cetraria nivalis*
+	*Ranunculus glacialis*	1.1	*Thamnolia vermicularis*
+	*Saxifraga oppositifolia*	1.1	*Alectoria ochroleuca*
2.2	{ *Dicranum neglectum*	+	*Cladonia gracilis*
	{ *Dicranum albicans*	+	*Stereocaulon alpinum var. botryosum*
1.1	*Polytrichum piliferum*	+	*Parmelia saxatilis*
+.2	*Polytrichum juniperinum*	+	*Peltigera rufescens*

Este es el islote de vegetación más rico en especies que se encuentra a esta altitud en el piso nival de los Alpes orientales. Este prado, que apenas mide 2 m², debe su existencia en el pedregal de esquisto micáceo, muy apartado de las rutas de ascenso a la montaña, a la diseminación por el viento. Cinco de las seis fanerógamas presentan adaptaciones a la diseminación anemocora.

La diseminación por el viento debió jugar también el papel más importante en la repoblación postglacial de las partes de la Europa media cubiertas por la glaciación.

Colonización de las morrenas. El desarrollo de la vegetación en las morrenas de los glaciares ha sido descrito por primera vez por Cooper (1923) en la Glacier Bay de Alaska.

La figura 348 representa la penetración de las plantas pioneras en el borde que se funde del glaciar Sesvenna en la baja Engadina.

Los primeros colonizadores del pedregal de la morrena, pobre en tierra fina, son aquí fanerógamas en primer lugar; hasta muy lejos del borde del glaciar no empiezan a extenderse con fuerza las criptógamas. *Rhacomitrium canescens* y especies de *Polytrichum* son aquí, igual que en Alaska, las principales plantas del pedregal. Mientras que en el glaciar Sesvenna sólo participa un único sauce, *Salix reticulata,* en el proceso de desarrollo, COOPER cita seis especies de sauce en lugares ecológicos semejantes de Alaska (véase pág. 588).

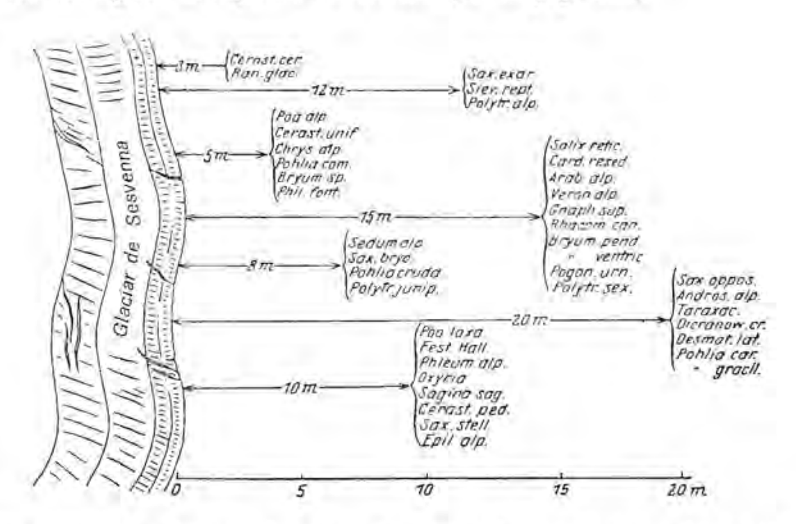


FIG. 348. Vegetación pionera sobre el suelo de un glaciar, en el que hace poco que ha desaparecido el hielo, Sesvenna, 2700 m, baja Engadina (de BR.-BL. y JENNY, 1926).

Colonización de la lava. Después de una erupción volcánica la colonización vegetal de la tierra desnuda se inicia normalmente por organismos inferiores, bacterios, algas, hongos y líquenes. TREUB (1888) informa de que algas cianofíceas como primeros colonizadores vegetales de las cubiertas de piedra pómez y cenizas en la isla volcánica de Krakatoa, formaron sobre ellas una piel verdenegruzca y gelatinoso-viscosa.

Inmediatamente después de la erupción volcánica del Mount Lamington en Nueva Guinea se desarrollaron sobre la lava extensas manchas del hongo heterotálico *Neurospora* cf. *crassa* (BURGES y CHALMERS, 1952).

En la isla de la Reunión apareció un liquen, *Stereocaulon vulcani,* como el pionero primero y más importante sobre la lava; poco después de un año de la erupción, había colonizado la escoria y dio un tono gris pálido a todo el paisaje. Diez años más tarde aparecieron entre las grietas algunos helechos: especies de *Dicksonia* y de *Nephrolepis* y algunos arbustos (RIVALS, 1952).

ROBYNS (1932) en el volcán Rumoka, LEONARD (1959) en el Nyamuragira (Congo) y KLAUSING (1959) en el volcán de San Salvador observaron como primeros pioneros vegetales de la lava musgos y líquenes, entre los que se mezclaban en el volcán de San Salvador *Selaginella cuspidata* y *Wigandia kunthii.* Un campo de lava del año 1659 estaba allí ya ocupado por una sabana

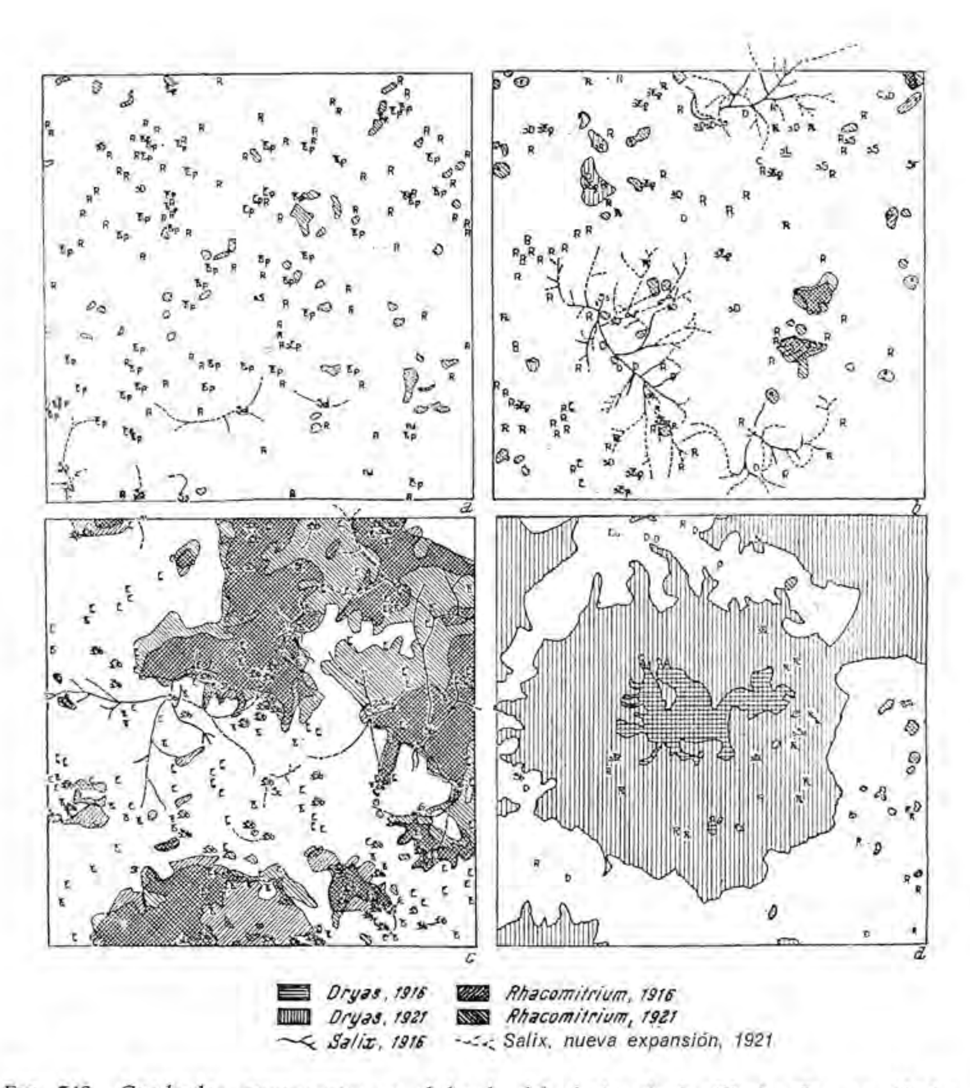


FIG. 349. Cuadrados permanentes en el borde del glaciar de la Glacier Bay en Alaska, estudiados en 1916 y 1921 (según COOPER, 1923). Cobertura principalmente por *Dryas drummondii*, que aumenta con la distancia respecto al borde del hielo. *a*, límite del hielo en 1899; *b*, límite del hielo en 1892; *c*, límite del hielo en 1879; *d*, límite del hielo en 1879.

E(/)	no sobrevivió a 1921	*Ep*	*Epilobium latifolium*	*S*	*Salix sp.*
E	sobrevivió a 1921	*Eu*	*Euphrasia mollis*	*Sa*	*Salix arctica*
E	nuevos en 1921	*L*	*Limnorchis sp.*	*Sal*	*Salix alaxensis*
Aa	*Arctostaphylos alpina*	*Pa*	*Poa alpina*	*Sb*	*Salix barclayi*
C	*Carex sp.*	*Pol*	*Polytrichum*	*Sc*	*Salix commutata*
D	*Dryas drummondii*	*R*	*Rhacomitrium canescens*	*Ss*	*Salix sitchensis*
E	*Equisetum variegatum*		y *R. lanuginosum*	*St*	*Stereocaulon alpinum*

arbustiva rica en hierbas. Como eslabón final sobre una erupción prehistórica se había implantado una sabana arbolada baja y abierta, cuya economía hídrica ha sido estudiada por KLAUSING (1959).

Los helechos *Pellaea ternifolia* y *Polypodium pellucidum,* junto a algunas fanerógamas aisladas (la más frecuente *Dodonaea viscosa*) son los primeros en germinar en el suelo bruto de las lavas de Hawai. Al cabo de doce años sólo habían penetrado pocos musgos de germinación raquítica (SKOTTSBERG, 1941).



FIG. 350. Recubrimiento del pedregal de basalto por expansión lateral de *Rhacomitrium lanuginosum* en Auvernia, 1100 m. (Foto UEHLINGER y BR.-BL.)

Le debemos especialmente a LEBRUN (1960) unas profundas investigaciones acerca del desarrollo de la vegetación en los campos de lava en el Congo belga. En la colonización del Rumoka distingue cuatro hábitats de partida ecológicamente diferentes.

1. Rocas de lava y bloques duros, colonizados por *Stereocaulon* y *Peltigera* sin posibilidades de sucesión.
2. Cenizas superficiales, colonizadas por *Sporobolus festivus* (Gram.) y por la commelinácea *Cyanotis lanata.*
3. Escorias y cenizas profundas, con una vegetación pionera de *Stereocaulon confluens* y *Rhynchelytrum repens* (Gram.).
4. Cavidades y grietas, donde se sitúan los helechos (*Pellaea, Nephrolepis*).

El desarrollo posterior pasa por una vegetación de mesoxerófitos con *Rumex* hacia el matorral de *Rhus* y *Myrica,* para llegar luego al bosque esclerofilo de *Cussonia holstii* y *Olea chrysophylla.*

LEBRUN intenta determinar la duración temporal de los distintos estadios del desarrollo. Treinta años después de la erupción de lava se han implantado los

primeros acompañantes del bosque de *Cussonia-Olea;* al cabo de cuarenta y cinco años el monte bajo está totalmente desarrollado en algunos puntos.

Sobre el pedregal de basalto, desnudo y de grandes bloques, del cono de los volcanes en Auvernia, y según REIMERS, también en el Rhön, el musgo cespitoso *Rhacomitrium lanuginosum* es el primero en recubrir el terreno con su alfombra gris argéntea (véase Fig. 350), mientras que el pedregal de lava abierto, de granulación más fina en el sur de Francia (Agde), de clima seco, queda recubierto por una comunidad de terófitos con mucho *Sedum caespitosum.*

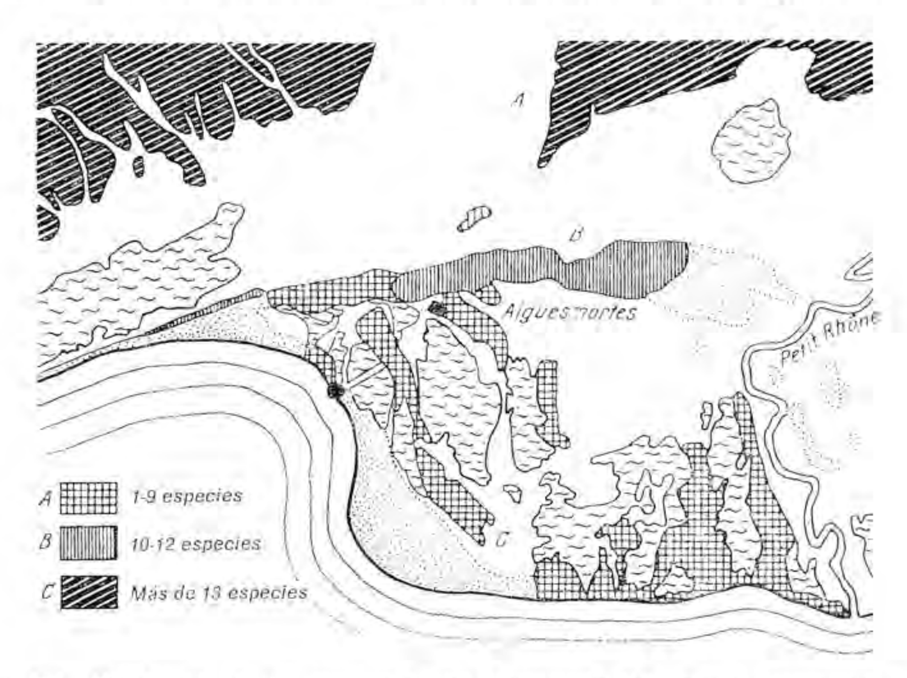


FIG. 351. Disminución de las especies de los *Quercetalia ilicis* con la proximidad a la zona de acumulación reciente de pedregal en la desembocadura del Ródano (según ZARZYCKI, 1961).

Colonización de tierras nuevas en la desembocadura de los ríos. MOLINIER, TALLON y ZARZYCKI han investigado cuidadosamente el desarrollo de la vegetación en las tierras nuevas del delta del Ródano. ZARZYCKI (1961) hace también una revisión del desarrollo de la vegetación hasta la clímax. Ha estudiado la penetración de la comunidad climácica normalmente desarrollada (*Quercetum ilicis galloprovinciale*) en las dunas xéricas de nueva formación en la costa y la representa mediante un esquema (Fig. 351).

La asociación climácica de las inmediaciones cuenta siempre con más de 13 especies características del orden de los *Quercetalia ilicis.* Los bosquecillos al norte de Aiguesmortes tienen todavía entre 10 y 12 especies, el suelo ondulado de las extensas predunas y de los pantanos de la Carmarga, entre Aiguesmortes y la desembocadura del Ródano no más de 5 a 9 especies. Los más adelantados hacia la desembocadura del Ródano, en la pequeña Camarga, aislados y esparcidos, tienen por término medio sólo 5 especies, aunque, tal como

resalta ZARZYCKI (l. c.), muchas especies hayan encontrado lugares de crecimiento apropiados. Aquí también se da el hecho ya recalcado por los investigadores finlandeses de que superficies de agua de pocos kilómetros pueden ya representar frecuentemente una importante barrera para la migración.

FEEKES (1936), WESTHOFF (1947), MEIJER, DE WIT y colaboradores (1955), entre otros, han desarrollado investigaciones a gran escala acerca de la sucesión en el delta del Rhin en Holanda, investigaciones de gran importancia económica. Al revés que en la región del Ródano, donde la desalinización del suelo casi no interviene, en la desembocadura del Rhin juega ésta un importante papel en el proceso de sucesión.



FIG. 352. *Carex rostrata* sigue a *Menyanthes* en la penetración hacia el agua libre. Puy de Dôme. (Foto DENIS.)

SIMON (1959) informa del desarrollo de la vegetación en el delta del Danubio. La significación que pueda tener su progresión puede ya deducirse del hecho de que el Danubio en Sulina ha penetrado 2 km en el mar Negro en el lapso de veinticinco años (véase Fig. 68, pág. 138).

Colmatación. Como primeros pioneros en la colmatación de aguas quietas y corrientes aparecen los geófitos rizomatosos siguientes: especies de *Phragmites, Scirpus* y *Cyperus,* así como también *Menyanthes trifoliata* y *Eriocaulon septangulare* (Fig. 352 y 353). Al disminuir el nivel del agua, les siguen los cárices rizomatosos y plantas fasciculadas, como *Carex elata,* cuyas grandes almohadillas cespitosas acaban por confluir. Los cárices, destructores en el *Scirpo-Phragmitetum,* actúan de un modo constructivo y mantenedor en el *Caricetum elatae* y comunidades semejantes.

Este proceso de desarrollo ha sido descrito muchas veces y recientemente por VAN DONSELAAR y KOP (1961).

Los movimientos del agua, su profundidad y la calidad del suelo son los que determinan la aparición de los primeros pioneros, cuya predominancia ha de deberse a su reproducción vegetativa. *Phragmites communis* y *Scirpus lacustris* pueden incluso mantenerse con corrientes fuertes gracias a su fuerte fijación por los rizomas, mientras que las especies de *Typha* sólo se desarrollan y actúan de un modo constructivo en aguas estancadas.



FIG. 353. *Eriocaulon septangulare* como pionero de la colmatación en la asociación de *Lobelia* y *Eriocaulon septangulare* en el oeste de Irlanda. (Foto LÖWE.)

Una comparación entre la serie de colmatación holandesa y la del sur de Africa, tal como la representada por MARTIN (1960), revela una notable coincidencia en el comportamiento ecológico de las unidades sistemáticas. Los hidrófitos edificadores importantes en el sur de Africa son, al lado de *Phragmites communis*, especies vicarias paralelas de los mismos géneros europeos.

De todas las investigaciones acerca de la colonización de nuevas tierras resulta que la sucesión de especies sigue unas normas determinadas, y que generalmente conduce a comunidades permanentes multiestratificadas y complicadas a partir de otras de vida más corta y organización más sencilla, pero que no puede hacerse una generalización. Cualquier forma vital puede ya actuar constructivamente en el primer estadio de colonización.

Incluso aparecen árboles en los estadios iniciales, tan pronto como haya algo de tierra fina y esté asegurada la protección de la germinación. *Salix caprea* y *Betula pendula* aparecen ineludiblemente en Europa central y occidental después de la destrucción de la vegetación por el incendio. *Pinus mugo* puede incluso enraizar en los Alpes directamente sobre un pedregal desnudo, con ausencia total de plantas, igual que *Pinus halepensis* y otras especies de *Pinus* en la región mediterránea.

En las acumulaciones de residuos orgánicos en los grandes ríos germinan densas poblaciones de sauces. Gran impresión causó en mí la sucesión rápida de especies y comunidades, que tuvo lugar junto a Coira al bajar el nivel del agua en un brazo muerto del Rhin. Sobre el limo del Rhin ha crecido en cuarenta años un bosque de ribera alto (*Alnetum incanae*) a partir del *Scirpo-Phragmitetum*.

Sucesión en los pastizales. El reconocimiento y la delimitación de las modificaciones en la vegetación que tienen lugar en un pastizal más o menos cerrado que represente una comunidad estable, es mucho más difícil que en la tierra desnuda. Las investigaciones en el Parque Nacional Suizo dan algunos puntos de apoyo en este sentido.

En la tabla 74 puede verse un caso de modificación de la vegetación a lo largo de treinta y dos años.

La superficie investigada, sobre sustrato calcáreo, corresponde a la fase final del *Elynetum*, mezclado con mucho *Agrostis alpina*. Aunque las relaciones cuantitativas de las glumifloras dominantes, y aunque la fisionomía de la comunidad, que de ellas depende, casi no hayan variado de modo perceptible a lo largo de treinta y dos años, puede demostrarse de un período de observación a otro un cambio significativo en la dotación de especies, que descubre la tendencia de desarrollo de la vegetación del pastizal.

En los treinta y dos años se ha reducido el número de especies de 31 a 22 en la superficie investigada. Han desaparecido las calcícolas exclusivas *Ranunculus alpestris, Helianthemum alpestre, Veronica aphylla* y algunas especies calcífilas preferentes (*Dryas, Salix reticulata, Pedicularis verticillata*). En su lugar aparece, primero (1937) en número muy escaso y luego (1949) más abundante, la calcífuga y acidófila *Avena versicolor; Cetraria islandica* también se vuelve algo más frecuente. Las fasciculadas dominantes *Elyna myosuroides* y *Agrostis alpina,* ambas indiferentes con respecto al contenido en cal del suelo, aumentan la superficie ocupada, aunque ello casi no se manifiesta en las cifras de abundancia. *Oxytropis campestris,* calcícola preferente y *Hedysarum hedysaroides,* débilmente basófila, se habían expandido inicialmente, pero luego han entrado visiblemente en una fase de reducción. En 1926 ya podía predecirse la evolución del pastizal; la tendencia del pastizal entonces previsible (véase BRAUN-BLANQUET, 1931, pág. 76) se ha acentuado claramente más adelante. Desaparecen las especies basófilas, se instauran las acidófilas y ganan terreno. La acidificación, determinada por el clima, del suelo húmico carbonatado sobre un substrato calcáreo es indiscutible (*Formación del humus,* véase pág. 664).

Por ello, tal como indica este ejemplo, no debe estimarse en mucho la estabilidad de la vegetación alpina de pastizal, mientras no se haya alcanzado la comunidad final.

B) Valor dinamogenético de las especies

Las distintas especies vegetales tienen una importancia muy variable en la colonización de tierras nuevas o en los cambios de vegetación. Los predecesores de la investigación de la sucesión, KERNER, GREMBLICH, FLICHE, ya lo señalaron, sin hacer extensas consideraciones. Con la concepción de la comunidad vegetal como una unidad orgánica, con una estructura fija, que reacciona colectivamente, debía encontrarse forzosamente en el trasfondo la consideración de

TABLA 74. *Modificación en las especies durante treinta y dos años en el* Elynetum *del Plan dels Poms, 2340 m (Parque Nacional Suizo)*. (Cuadrado de 50×50 cm de lado.)

Fecha de investigación	17. VII. 1917	5. VIII. 1922	26. VII. 1927	10. VIII. 1931	7. VIII. 1937	3. IX. 1949
Elyna myosuroides (Vill.) Fritsch.	3·2	3·2	3·2	3·2	3·2	3·3
Agrostis alpina Scop.	3·2	3·2	3·2	3·2	3·2	3-4·2
Polygonum viviparum L. ...	1·1	1·1	1·1	1·1	1·1	+
Potentilla crantzii (Crantz) Beck	1·1	1·1	1·1	1·1	1·1	+
Campanula scheuchzeri Vill.	1·1	1·1	1·1	1·1	1·1	1·1
Alchemilla cf. vulgaris L. ...	1·1	1·1	1·1	+	r	1 ind.
Galium pumilum Murray ...	1·1	1·1	+	+	+	+
Festuca pumila Chaix	+	+	+	1·2	1·2	+·2
Carex capillaris L.	+	+	+	+	+	+
Selaginella selaginoides (L.) Link.	r	r	+	+	+	+
Botrychium lunaria (L.) Sw.	rr	rr	rr	2 ind.	r	2 ind.
Carex ericetorum Pollich ...	+	+	+	+	+	2 ind.
Cerastium fontanum (Baumg.) Schinz y Keller	+	+	+	+	+	·
Ranunculus alpestris L.	rr	rr	rr	rr	rr	·
Oxytropis campestris (L.) DC.	1 ind.	3 ind.	6 fascículos	6 fascículos	6 fascículos	3 fascículos
Hedysarum hedysaroides (L.) Sch. y Thell.	·	4 ind.	25 ind.	30 hasta 40 ind.	aprox. 50 ind.	aprox. 30 ind.
Veronica fruticans Jacq.	·	rr	rr	rr	rr	·
Viola rupestris F. W. Schm.	1 ind.	2 ind.	2 ind.	2 ind.	·	·
Veronica aphylla L.	rr	rr	rr	rr	·	·
Antennaria carpatica (Wahlenb.) Bluff y Fingerh.	rr	rr	1 ind.	1 ind.	·	·
Salix herbacea L.	·	rr	rr	1 ind.	·	r
Salix reticulata L.	1 ind.	1 ind.	1 ind.	·	·	·
Helianthemum alpestre (Jacq.) DC.	+·2	+·2	·	·	·	·
Gentiana brachyphylla Vill. ...	rr	rr	·	·	·	·
Pedicularis verticillata L. ...	r	1 ind.	·	·	·	·
Dryas octopetala L.		·	·	·	·	·
Erigeron uniflorus L.	1 ind.	·	·	·	·	·
Avena versicolor Vill.	·	·	·	·	r	+
Alchemilla colorata Bus.	·	·	·	·	·	r
Criptógamas						
Tortella fragilis (Drumm.) ...	+	·	·	·	·	·
Cetraria nivalis (L.)	rr	rr	muerto	rr	·	·
Peltigera aphthosa Hoffm. ...	rr	r	r	rr	muerto	·
Climacium dendroides Web. y Mohr	rr	rr	rr	·	rr	·
Mnium orthorrhynchum Brid.	+	rr	·	rr	rr	rr
Thuidium abietinum (L.) ...	rr	rr	rr	·	rr	·
Cladonia pyxidata (L.) Fr. ...	rr	·	·	rr	rr	rr
Cetraria islandica (L.) Ach. ...	·	rr	·	rr	rr	+
Chrysohypnum chysophyllum (Brid.) Loeske	·	·	rr	rr	rr	rr
Nostoc spec.	·	·	·	+	·	·
Lophozia spec.	·	·	·	·	r	r

la fuerza edificadora de las distintas especies. Es conocida la fantasiosa comparación establecida por CLEMENTS entre la comunidad final y un organismo, «who arises, grows, matures and dies». También DU RIETZ (1921, pág. 202) supone «que todo un grupo de especies ha recibido de algún modo una capacidad de competencia esencialmente concordante; dicho en otras palabras, que las especies no reaccionan aisladamente frente a las modificaciones de los factores ecológicos, sino que lo hacen conjuntamente». Aunque esto sea cierto en algunos casos, no debe, sin embargo, generalizarse.

Representación del valor edificador. PAVILLARD (1919, 1920) fue el primero que se ocupó de estudiar el valor determinante de las especies. Refiriéndose a las comunidades vegetales diferenciaba especies edificadoras, conservadoras, indiferentes y destructoras. El comportamiento dinamogenético puede representarse en los inventarios de campo por los siguientes símbolos:

↑ = edificador,
⊡ = fijador y conservador,
— = neutro,
↓ = destructor.

Una acción altamente edificadora o destructora debe destacarse subrayando ($\underline{\underline{\uparrow}}$) el símbolo correspondiente.

El valor edificador de una especie varía generalmente a lo largo del desarrollo de la asociación. Ciertas especies importantes en la edificación de las fases iniciales suelen escasear o no presentarse en la fase óptima, mientras otras no intervienen hasta más tarde. La aparición o desaparición de especies importantes para el desarrollo de la vegetación puede emplearse con ventaja en la delimitación de las distintas etapas de la sucesión. Por el contrario, para la delimitación temporal de las asociaciones que se suceden, es decisiva la variación que tiene lugar en la combinación característica de especies.

Las especies que tienen una elevada capacidad para modificar las condiciones del hábitat, expresado de otro modo, especies de valor edificador elevado (en especial, pues, árboles y arbustos dominantes) son generalmente también decisivas para la subsistencia de muchos satélites. Su aparición o desaparición condiciona ineludiblemente la sustitución de algunas especies acompañantes y, por último, de toda la comunidad.

El valor condicionante de las especies, considerado bajo el punto de vista de la vida comunitaria, se diferencia de la fuerza de competencia, de naturaleza más autoecológica, que capacita a la planta para subsistir e imponerse en la competencia. Las especies muy competidoras no han de actuar necesariamente de un modo «determinante» en la génesis de las asociaciones (muchas anuales de las comunidades de pastizales xéricos, *Carex tomentosa* en el *Molinietum caricetosum tomentosae*, *Pinus halepensis* en diferentes asociaciones de la alianza mediterránea occidental del *Rosmarino-Ericion*, *Spartina townsendii* en el *Puccinellietum maritimae* de Normandía [pág. 553]). A pesar de que las especies muy competidoras *Genista scorpius* y *Rhamnus infectoria* defienden con increíble tenacidad su hábitat frente al incendio, al pastoreo o a ataques erosivos, estos arbustos son de importancia secundaria en la construcción de las comunidades.

Por otra parte, a los primeros colonizadores formadores de poblaciones, como *Dryas*, *Petasites* spec., *Tussilago farfara*, *Ammophila*, *Agropyron junceum* y es-

pecies de *Salicornia,* entre otras, les corresponde un valor edificador elevado (figura 356).

Los árboles actúan frecuentemente de un modo destructor sobre las comunidades de nivel de organización bajo, ya que influyen en la iluminación, en la aireación del suelo, en las condiciones de humedad, o por la caída de las hojas, que influye en el contenido de radioisótopos, etc. En cambio, hay que reconocerles una gran acción constructora, allí donde bajo su entramado se forman determinados estratos inferiores. Naturalmente, existen todos los pasos de transición entre la existencia directamente determinada y la independencia casi total de la vegetación de baja altura en el bosque claro.



FIG. 354. Degradación de la asociación de *Rosmarinus* y *Lithospermum fruticosum.* Raíces de *Rosmarinus, Genista scorpius* y *Lavandula latifolia* puestas al descubierto por los aguaceros. (Foto BR.-BL. y P. KELLER.)

Bajo este punto de vista es especialmente interesante el comportamiento de *Pinus halepensis* frente a la alianza del *Rosmarino-Ericion,* ampliamente distribuida en el Mediterráneo occidental. Esta comunidad arbustiva se encuentra tanto bajo un estrato arbóreo ligero de *Pinus,* como en tierra libre, pero en este caso está expuesta al peligro de erosión del suelo por acción de los aguaceros violentos, incluso en las laderas de pendiente suave (véase Fig. 354). Una cubierta de pinos amortigua la fuerza del agua de lluvia y hace disminuir también los efectos del viento, la helada o el calor.

Por ello, el *Rosmarino-Lithospermetum ericetosum* está mejor asegurado bajo la protección de los árboles que en terreno descubierto, la dotación de especies es más coherente y el grado de cobertura total es generalmente mayor, siempre que no se limite por una sombra excesiva o por la caída de las hojas. Según

esto, *Pinus halepensis* actúa, pues, como conservador de la comunidad del estrato inferior.

Esto mismo es válido para *Pinus halepensis* en la alianza del *Cisto-Ericion* de la costa adriática del Mediterráneo (HORVATIĆ, 1958). Por otra parte, el árbol favorece la aprición de arbustos ornitocoros, que toleran la sombra de la alianza del *Quercion ilicis* y, finalmente, de la propia encina. A la larga, su influencia destructiva del *Rosmarino-Ericion* se va poniendo cada vez más de manifiesto.

Donde mejor se puede apreciar el valor edificador de las especies es en las comunidades de las dunas y en la alta montaña.



FIG. 355. Poblaciones de *Lotus creticus* como primer fijador de arena en las dunas de Tabarka, Túnez. (Foto HUECK y BR.-BL.)

KÜHNHOLTZ-LORDAT (1923) y BUROLLET (1927) tratan detalladamente el comportamiento dinamogenético de las especies del *Ammophilion* de las dunas marítimas mediterráneas; W. CHRISTIANSEN (1927), BR.-BL. y DE LEEUW (1936), WESTHOFF (1947) y otros, dan algunos datos del valor edificador de las especies de comunidades de dunas altánticas.

Agropyron junceum (incl. *A. farctum*), *Ammophila arenaria, Elymus arenarius, Sporobolus arenarius, Lotus creticus, Diotis maritima,* etc., son plantas formadoras de dunas dinámicamente muy importantes, y de amplia distribución, en las regiones de dunas de la zona templada (Fig. 355); igualmente *Aristida pungens* en la región desértica norteafricana desde la costa atlántica hasta Egipto, e *Ipomoea pes-caprae* en las arenas y pedregales de los mares tropicales, donde tanto puede prosperar con una precipitación de 400 mm que allí donde caen 4000 mm (RIVALS, 1952).

Fijación del pedregal. JENNY-LIPS (1930) ha descrito con gran claridad la enorme capacidad de las plantas alpinas de los pedregales para fijarlos y para formar pastizales.

Especies como *Petasites paradoxus, Achillea atrata* y *Doronicum grandiflorum,* con rizomas, fuertes y erguidos, muy ramificados, llevan a cabo una lucha activa contra el movimiento del pedregal. Algunas plantas del pedregal son capaces de formar raíces adventicias a partir del tallo que está enterrado. El sistema radical está frecuentemente constituido de tal modo, que la lesión de la raíz



FIG. 356. Suelo bruto carbonatado con *Dryas octopetala* constructora sobre yeso en el Bernina, 2300 m. (Foto JANSEN.)

principal provoca que raíces secundarias asuman su función. Las alfombras en espaldera de *Dryas octopetala, Salix retusa, Globularia cordifolia,* de raíces profundas, y las gramíneas formadoras de masas compactas, como *Sesleria coerulea, Avena montana, Festuca glacialis* (sobre caliza), *Festuca varia* y *F. eskia* (sobre pedregal silíceo) son de gran capacidad competidora, y de elevado valor edificador.

La asociación «abierta» del *Thlaspietum rotundifolii* coloniza el pedregal calcáreo móvil en los Alpes orientales. A pesar de que la distancia media entre los vástagos sea frecuentemente superior a un metro, puede ya demostrarse competencia entre las raíces. Actúan destructivamente en el *Thlaspietum,* en primer lugar, las plantas fasciculadas (*Carex firma, Sesleria coerulea,* etc.) o los arbustos en espaldera (particularmente *Dryas octopetala*). Las alfombras de *Dryas,* en expansión continua, actúan destructivamente sobre la comunidad del pedregal. No obstante, tienen simultáneamente valor edificador para las asociaciones cespitosas del *Seslerio-Semperviretum* o del *Firmetum.* En el denso entra-

mado de ramas se acumula humus que, protegido del viento y del agua, ofrece un lugar favorable de germinación para nuevos colonizadores. Las alfombras de *Dryas,* de raíces profundas, constituyen verdaderos centros de formación del pastizal en los pedregales. Sin embargo, con la aparición de las glumifloras formadoras de poblaciones continuas el arbusto en espaldera va quedando rezagado y, por último, eliminado. La humificación favorece simultáneamente la paulatina acidificación.

El desarrollo de la vegetación sobre el pedregal calcáreo en los Pirineos coincide totalmente con lo dicho, con la diferencia de que en lugar del *Thlaspietum* aparece el *Crepidetum pygmaeae* y como comunidad sucesora el *Festucetum scopariae* en lugar del *Seslerio-Sempervirетum* con él relacionado. *Dryas octopetala* juega aquí el mismo importante papel, edificador y fijador como en los Alpes (Fig. 356).



FIG. 357. Etapas iniciales de la colonización por el *Sclerantho-Sempervivetum arachnoidei* de las rocas pulidas por encima de Zernez, 1650 m. (Foto BR.-BL. y HELLER.)

Importantes comunidades fijadoras del pedregal y edificadoras en el piso subalpino de los Alpes son el *Stipo-Kentranthetum* de los Alpes occidentales, el *Melico-Kochietum prostratae* de Aosta (véase pág. 145) y el *Stipetum calamagrostidis* de los Alpes orientales.

Las lomas redondeadas por los glaciares en los macizos cristalinos de los Alpes centrales se cubren por líquenes y musgos pioneros, y a continuación por las almohadillas planas, cubiertas como de telaraña, del *Sempervivum arachnoideum,* una fase inicial del *Sclerantho-Sempervivetum* (Fig. 357).

En la página 585 se ha referido ya algo del valor edificador de los musgos y líquenes dendroides en la colonización de las altas cumbres silíceas en los Alpes suizos. Como importantes edificadores en el piso nival aparecen diferentes especies de *Dicranum, Polytrichum* y *Rhacomitrium* en el pedregal seco; *Poly-*

trichum sexangulare, Pohlia commutata y el liquen folioso *Solorina crocea,* de bordes rojo amarillentos, en el pedregal húmedo.

La turbera alta nos ofrece una coordinación extraordinariamente precisa de especies de distinto valor edificador, tal como podemos ver en las monografías básicas sobre turberas de los investigadores nórdicos VON WALDHEIM (1944), SJÖRS (1948) y OSVALD (1949), así como en los trabajos más recientes de HAVAS (1961), EUROLA (1962), en Finlandia, en los estudios de JENSEN (1961) acerca de la turbera del Sonnenberg en el Harz elevado y de KOVÁCS (1962) acerca de los prados turbosos de Hungría.

Determinación del valor dinámico de las especies. La determinación objetiva del valor edificador de las especies puede realizarse mediante superficies de investigación permanente. Aunque se aprecia inmediatamente el valor edificador de ciertas especies progresivas, en otros casos hay que estudiar durante años y decenios las modificaciones en las relaciones cuantitativas, la sociabilidad y en la vitalidad de las especies, antes de que pueda darse un juicio definitivo. Hay que añadir también el número de plántulas y las relaciones de crecimiento. Paralelamente han de investigarse los factores del hábitat y su repercusión en la interacción mutua entre las especies. Este aspecto es al que se refieren las investigaciones de la sucesión.

C) Sucesión y clímax

Las observaciones anteriores referentes al desarrollo de la vegetación permiten establecer unas leyes de validez general.

La migración e implantación, dependiente de la capacidad receptora del hábitat, va seguida por la organización de las especies inmigrantes en el nuevo hábitat (Ecesis).

En primer lugar se presenta un desorden abigarrado, aunque en ningún caso puramente casual (Fig. 609); la selección de especies por el hábitat se pone ya de manifiesto en la germinación (véase pág. 587).

Las primeras plantas en llegar, las especies de los alrededores, aquellas que poseen mecanismos diseminadores favorables, son las más favorecidas, suponiendo una misma aceptabilidad ecológica.

De las condiciones del hábitat depende el que en la primera fase de la colonización se instalen numerosas especies, o que tan sólo una pequeña selección de especies pueda prosperar.

Cuanto más extremo y particular sea el hábitat, más limitado será el número de competidores iniciales. Sobre los suelos de dunas, de pedregales y de rocas, sobre las lagunas de elevado contenido en sal y en la zona de desiertos, son pocas las especies, ecológicamente muy adaptadas, que llegan a germinar y a implantarse. Su desarrollo posterior conduce frecuentemente en gran parte a grandes poblaciones casi de una sola especie.

La vegetación limítrofe es casi siempre determinante de las etapas iniciales de la sucesión de comunidades sobre los suelos desnudos de los campos abandonados.

Para estudiar paso por paso el proceso de desarrollo es necesario instalar superficies de observación permanentes. En según qué condiciones, puede reconocerse ya, no obstante, a partir de la zonación de la vegetación y del examen de áreas contiguas de distinta edad.

Experimentos de sucesión. SUKATSCHEW (1925) expone ya la importancia de la Fitosociología experimental, para la que propone un programa de realización de experimentos, que él diferencia claramente de las investigaciones puramente ecológicas. Remite al análisis efectuado por PACZOSKY de la vegetación esteparia rusa, e insta a su comprobación experimental, y resalta como grupo de problemas experimentales la investigación de la «ontogenia» de las comunidades vegetales.

Sobre todo TÜXEN (1955) y ELLENBERG (1960) resaltan la importancia decisiva de la competencia para la constitución y desarrollo posterior de las comunidades vegetales, así como la necesidad de su investigación experimental. Indican que no es suficiente conocer el comportamiento recíproco de las distintas especies en competencia fuera de su estado social natural, sino que las propias comunidades deben ser el objeto mismo de los experimentos. Jardines fitosociológicos como los que existen desde hace muchos años en Stolzenau y en la S.I.G.M.A. en Montpellier pueden proporcionar gran ayuda.



FIG. 358. Suelo solonchak con colonización esparsa por halófitos en el sur de Túnez. La colonización de los suelos salinos secos es extremadamente lenta en el interior de los continentes. El que pueda llegar a completarse depende en primer lugar del clima.

CLEMENTS, que se ha ocupado desde un principio de la investigación experimental de la sucesión, califica la competencia como directriz de la sucesión. Pero ya que una comunidad reemplaza rara vez a otra como una unidad cerrada, la sustitución de una asociación por otra sólo puede concebirse y representarse generalmente sintetizándola como una abstracción, puesto que cada especie presenta frente a las modificaciones del hábitat su comportamiento específico, determinado autoecológicamente. La sustitución de la comunidad presente por la siguiente se basa en las reacciones aisladas de cada miembro de la comunidad.

Estas reacciones son múltiples y se influyen recíprocamente. De aquí resulta también la estrecha dependencia entre competencia y sucesión (véase especialmente al respecto ED. FREY, 1959).

Una modificación en el equilibrio de las especies establecido puede presentarse por un desplazamiento cuantitativo dentro de la comunidad, o por la expansión de recién llegados.

Un experimento de sucesión se basa en enfrentar dos especies dominantes bajo condiciones externas determinadas y controlables, y seguir su reacción. Para obtener resultados intachables, el enfrentamiento ha de tener lugar dentro de la comunidad natural, con objeto de que el importante factor de competencia, frecuentemente decisivo, pueda manifestarse plenamente. No pueden realizarse cultivos en invernaderos, tal como es frecuente en investigaciones comparativas de competencia entre plantas cultivadas.

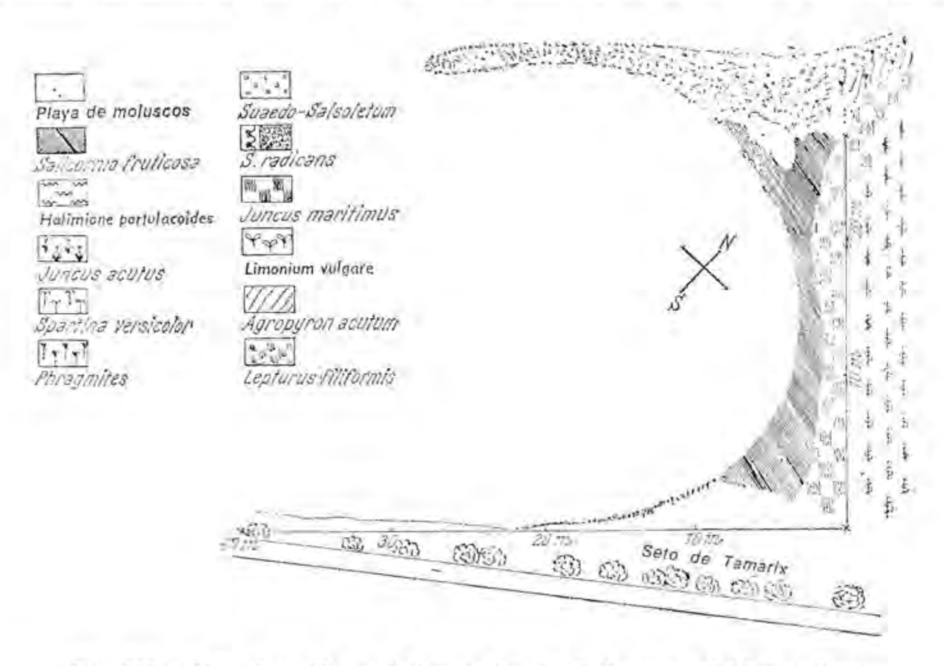


FIG. 359 a 362. Sucesión en la laguna junto a Palavas en el Mediterráneo.

FIG. 359. Primer inventario en 1915.

Plantación. La plantación de plántulas de las especies competidoras en pequeñas áreas experimentales dentro de la vegetación espontánea, está más próxima a las condiciones naturales. Numerosos experimentos de este tipo realizados con precisión por CLEMENTS, WEAVER y HANSON demuestran que las condiciones meteorológicas influyen en gran manera en el experimento y que predominan aquellas especies que después de un desarrollo rápido producen un número de plántulas muy superior a los otros competidores.

Experimentos de eliminación o plantación de cuadrados enteros de césped de distinto tamaño y profundidad, en praderas de *Agropyron glaucum, Boute-*

loua gracilis y *Bulbilis dactyloides* dieron unos resultados decepcionantes. Los céspedes plantados crecieron ciertamente, pero ya en el primer verano penetraron intensamente en ellas las gramíneas circundantes, y en los dos años siguientes quedaron sólo pequeños vástagos débiles próximos a desaparecer (CLEMENTS, WEAVER, HANSON, l. c., pág. 129). Las especies plantadas fueron exterminadas por las autóctonas.

Las conclusiones referentes al verdadero proceso de sucesión fueron también inferiores a las esperadas, aunque las investigaciones de COWLES, CLEMENTS y sus colaboradores aportaron algún indicio acerca de la competencia entre las plantas (véase LÜDI, 1930).

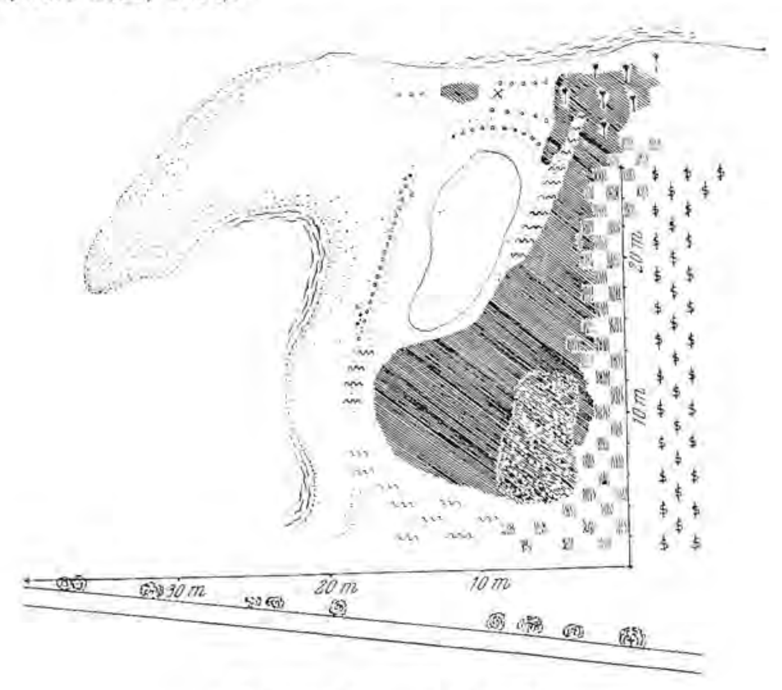


FIG. 360. Inventario en 1929.

En el Viejo Mundo se han hecho pocos experimentos de campo sobre la sucesión. Experimentos de ED. FREY (1953, 1959) con líquenes dieron resultados considerables. Plantó almohadillas de líquenes en distintas comunidades y observó las modificaciones durante decenios. Se registró continuamente el crecimiento y expansión de las especies en las fases iniciales de la colonización liquénica; de cuando en cuando se fotografiaron las áreas investigadas. Considerado en conjunto se dio un crecimiento muy pequeño. Sobre rocas de silicatos se comprobó que los líquenes foliosos crecen más que los crustáceos y los musgos (*Pterigynandrum filiforme*) realizan lo propio con los líquenes foliosos. Pudo determinarse además la duración del proceso.

Se consiguió plantar *Cladonia alpestris, C. elongata* y *Cetraria islandica* en un vigoroso césped de *Cl. silvatica,* y se observó en las implantaciones un crecimiento de 13 cm en catorce años; el A_1 básico tenía un *p*H de 7,5, pero apenas 1 cm por encima, en el mor superpuesto se midió un *p*H de 5,5.

Los resultados de FREY coinciden con los de los americanos, incluso en que gran parte de los líquenes plantados enferman, y, por último, en muchos casos las plantas propias del suelo crecen por encima de ellas.

No dieron mejores resultados los breves experimentos realizados por investigadores ingleses, quienes plantaron distintas plantas vasculares en comunidades de pastizal. En la mayoría de los puntos desapareció ya más de la mitad de las especies trasplantadas al cabo de pocos años. Por lo general, sólo se mantenían en el límite del pastizal y en lugares alterados (PARK, RAWES y ALLEN, 1962).

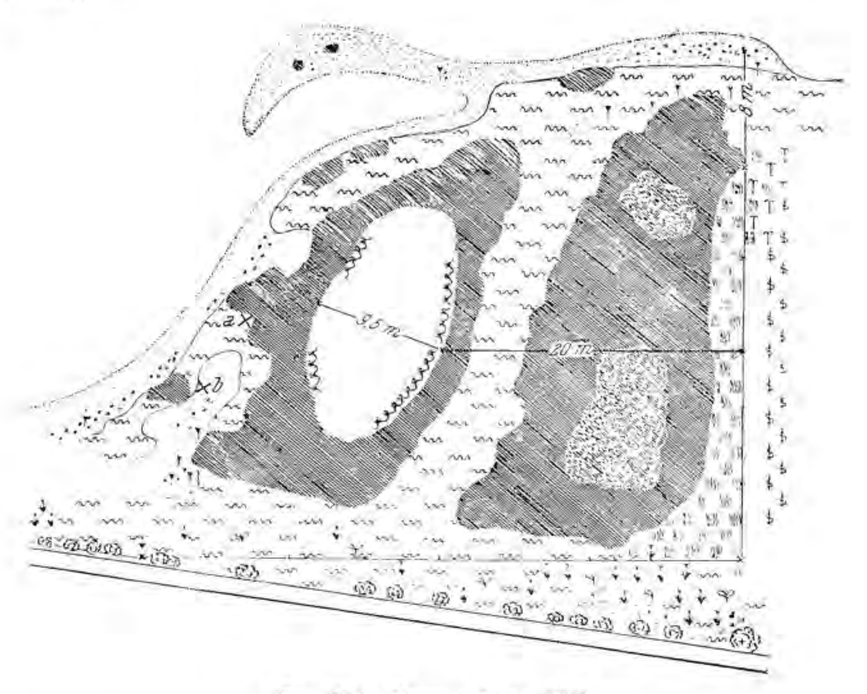


FIG. 361. Inventario en 1940.

Experimentos de siembra. Experimentos de siembra de especies extrañas en comunidades estabilizadas del sur de Francia fueron siempre infructuosos. No obstante, si se siembran especies de la misma asociación, o de una muy relacionada, se obtienen mejores resultados.

A pesar de la gran producción de semillas de las plantas anuales del *Therobrachypodion,* en las comunidades de los *Rosmarinetalia* contiguas no germinan los terófitos, sino los hemicriptófitos, caméfitos y nanofanerófitos del orden *Rosmarinetalia* (véase pág. 508).

El único camino seguro para reconocer el verdadero curso de la sucesión son las observaciones continuas en áreas delimitadas. Las áreas de reserva son los lugares más adecuados para llevarlas a término.

Observaciones duraderas. En 1958 se describió con detalle la observación permanente durante casi cincuenta años de la sucesión en una laguna mediterránea junto a Montpellier (BR.-BL. y colaboradores).

Las cuatro etapas de observación más importantes, separadas temporalmente de siete a once años, están representadas gráficamente en las figuras 359 a 362. Las modificaciones en la vegetación resultan de la acción conjunta de influencias alógenas y exógenas.

El mistral acumula en la franja litoral de la laguna masas de conchas de moluscos y restos de algas. Bajo los acúmulos de algas junto con flagelados y espirilos se desarrollan bacterios rojos del azufre que dan una coloración rojo sangre al fondo. Algo más tarde, cuando se forma mucho oxígeno, aparecen especies de *Beggiatoa* y diatomeas (véase también pág. 177).

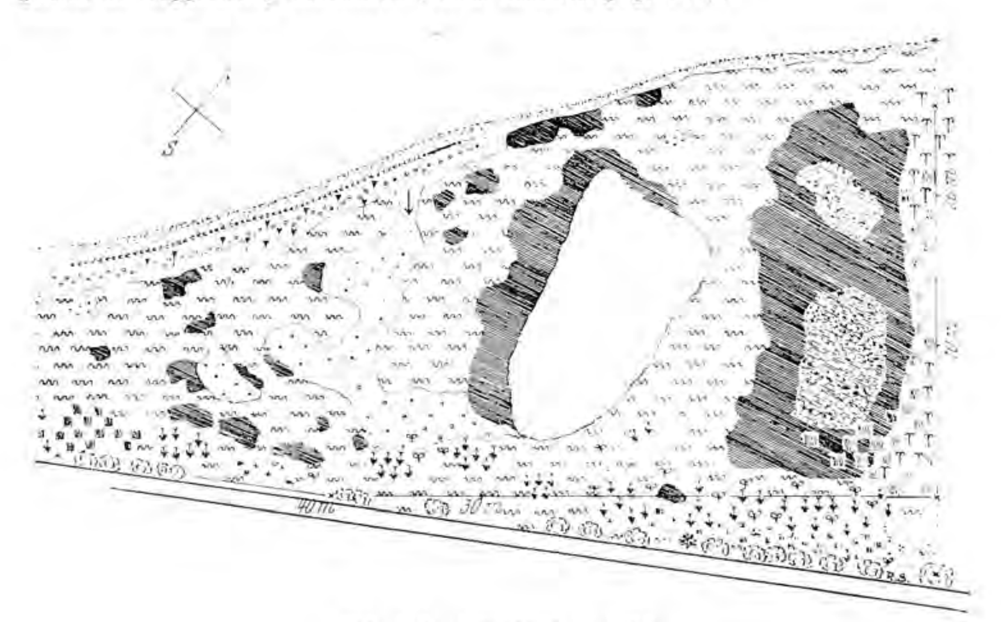


FIG. 362. Inventario en 1958.

El suelo cenagoso recién formado presenta tres hábitats principales:

a) la acumulación de algas que bordea el estanque;
b) el terraplén seco de moluscos, y
c) las depresiones húmedas entre y por detrás de ellos.

La comunidad pionera efímera del *Salsolo-Suaedetum* ocupa la franja litoral, y la población de arbustos de *Halimione* (*Salicornietum fruticosae halimionetosum;* Figs. 232 y 363) ocupa el terraplén de moluscos. En las hondonadas más húmedas se implantan fragmentos del *Salicornietum radicantis*.

Las diferentes comunidades iniciales desembocan todas en la comunidad sucesora que es el *Salicornietum fruticosae*, y terminan en el *Junco-Triglochinetum* de la alianza del *Juncion maritimi*.

El contenido en sal en la rizosfera de las comunidades implicadas en la sucesión oscila entre el 2,5 y el 24,5%, aunque junto a la superficie se manifiesta un débil lavado por la lluvia, que permite el desarrollo de terófitos no halófitos de raíces superficiales. Con la profundidad aumentan considerablemente los contenidos en sal y cal.

Los factores principales determinantes de la sucesión son el contenido decreciente en sal y la menor humedad del suelo. El posterior curso potencial de la sucesión puede seguir en un lugar algo más interior (BR.-BL. y DE RAMM, 1957); después de la desalinización del suelo termina en el *Populetum albae.*

WESTHOFF (1947) ha realizado observaciones semejantes en la costa holandesa, aunque durante un intervalo menor de tiempo.

El suelo enlodado, consecuencia de cerrar el mar, sostenía ya en el segundo año una comunidad de *Salicornia europaea;* de uno a dos años después se implanta un *Puccinellietum maritimae,* y al cabo de cuatro a siete años del cierre empieza a expanderse el *Junco-Caricetum extensae;* pasados diez o doce años desde el principio hay ya una gran área que puede aprovecharse.



FIG. 363. Transición del *Salicornietum fruticosae typicum* al *Salicornietum fruticosae halimionetosum* en las lagunas junto a Montpellier. (Foto Excurs. S.I.G.M.A.)

En el parque de la S.I.G.M.A en Montpellier seguimos nosotros durante tres decenios el establecimiento de una asociación de los muros, de un prado del *Brachypodietum phoenicoidis* y del bosque climácico (*Quercetum illicis galloprovinciale;* véase Fig. en pág. 484).

El sotobosque de unos doscientos años, conservado de modo permanente hasta nuestra toma de posesión del parque de *Pinus pinea,* que desde hace sólo unos treinta años se ha dejado evolucionar libremente, está actualmente encaminado en una evolución llamativamente rápida hacia el *Quercetum galloprovinciale* inicial. La abundancia de las especies arbustivas ornitocoras de la combinación de especies característica ha aumentado mucho en treinta años.

La figura 364 muestra el crecimiento de pies jóvenes de cembro en el bosque de *Pinus mugo* del Parque Nacional Suizo. Masas de plántulas de *Pinus cembra* impiden por su sombra la germinación de *P. mugo.* Por ello, el bosque de *P. mugo* será sustitudo en un tiempo previsible por el bosque de cembro con rododendro, el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum.* Ya hoy día, pocos de-

cenios después de haberse tomado la fotografía (Fig. 364), la transformación está tan avanzada en algunos lugares, que podemos aceptar que nuestros bisnietos podrán contemplar en la región del Parque Nacional grandes representantes del bosque de cembro con rododendro determinado por el clima. La evolución permanente seguida durante casi cincuenta años no deja ninguna duda en este sentido.



FIG. 364. *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum* climácico. (Foto P. MEYER.)

Se dispone de menos detalles de procesos de sucesión que provengan de más antiguo. Algunas conclusiones se pueden extraer de investigaciones en el Mount Shasta volcánico del Norte de California. Se investigaron desde el punto de vista edáfico y geobotánico varios depósitos de lodos andesíticos perfectamente datados en el tiempo y, sin embargo, los datos botánicos son muy pobres; de todos modos, indican que cada etapa forestal se ha establecido a partir de la anterior, y que sobre el substrato volcánico de unos mil doscientos años se ha desarrollado una comunidad forestal aparentemente equilibrada (CROCKER, 1952).

Observaciones a corto término. Dejando a un lado las observaciones continuas, observaciones aisladas pueden aclarar también el desarrollo de la sucesión,

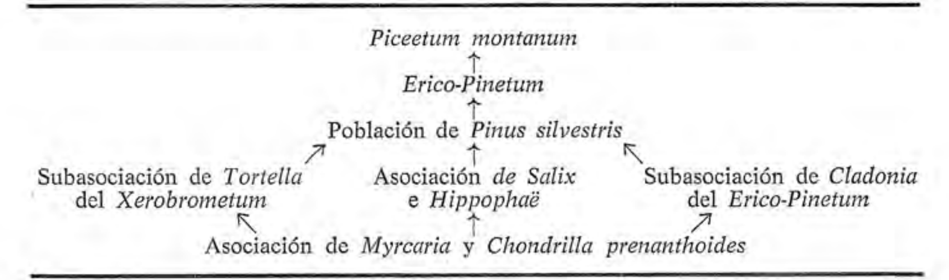
cuando éstas se refieren a especies indicadoras dinamogenéticamente importantes de elevado valor constructivo, que determinan la dirección de desarrollo, o por lo menos influyen sobre ella.



FIG. 365. Matorral de *Hippophaë rhamnoides* sobre un pedregal reciente de la Durance junto a Montdauphin. (Foto M. y J. BR.-BL.)

La sucesión hacia el bosque climácico parece obvia, tal como se presenta en las terrazas aluviales de los ríos, que son de edad distinta, pero concuerdan en lo concerniente al substrato edáfico. En el paso del Rhin por Suiza, entre Reichenau y Thusis, se inicia con la comunidad pionera de *Myricaria germanica* y *Chondrilla prenanthoides* sobre la grava del río, y termina en el *Piceetum montanum.*

TABLA 75. *Esquema de la sucesión sobre las terrazas del Rhin en el Domleschg* (de BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954)



Puede reconstruirse toda la serie evolutiva mediante la presencia de los indicadores de la sucesión.

Las matas de *Salix incana* e *Hippophaë rhamnoides* dispersas en la asociación pionera de *Myricaria* sobre el pedregal del río, son indicio de la comunidad siguiente, mientras que arbustos marchitos o ya muertos de *Hippophaë* y *Salix* en el bosque de pino albar con *Erica carnea* demuestran su origen en el *Hippophaë-Salicetum incanae*. Los abetos rojos (*Picea abies*) que crecen a la sombra del pino albar son evidencia de la próxima etapa climácica del *Piceetum montanum*. El curso de la serie sucesoria está regido por las modificaciones en los factores lumínico y edáfico.



FIG. 366. *Pinus silvestris* como avanzadilla del *Ononi-Pinion* en la población de *Hippophaë* en vías de desaparición sobre un pedregal de la Durance, junto a Montdauphin. (Foto M. y J. BR.-BL.)

Sucesiones de desarrollo semejantes no son raras en los valles secos de los Alpes suroccidentales. Las figuras 365 y 366 muestran una población de *Hippophaë*, entre el que se entremezclan *Pinus silvestris* jóvenes en la alta Durance. Según los resultados del análisis polínico, debió ser éste un cuadro de vegetación muy extendido en algunos lugares de la llanura centroeuropea en la época de Bölling (11 300 a 10 350 a. C.) (véase LANG, 1961).

Cambio brusco en especies. Tiene lugar un brusco y acentuado cambio en especies cuando se modifican rápida y profundamente las condiciones vitales y, con ellas, las de competencia en el hábitat, debido a influencias externas, o por acción de determinadas especies dinamogenéticamente importantes. Si es éste el caso, todas las especies de baja plasticidad ecológica serán naturalmente víctimas de la modificación del hábitat, mientras que al mismo tiempo se asentarán numerosos colonizadores nuevos. Así pueden simularse capacidades de competencia concordantes de especies, cuando se trata en realidad de una modificación ecológica profunda del hábitat. Frecuentemente estos cambios están determina-

dos directa o indirectamente por el hombre; pueden tener también, sin embargo, causas naturales, como modificaciones en el nivel del agua freática, salpicadura o inundación con agua salada, llegada de polvo calcáreo o agua rica en cal, etc.

WALTER calificó aún en 1937 como construcciones puramente teóricas las series de sucesión que arrancando del agua como etapa inicial conducen hasta la comunidad final. Los hechos que actualmente conocemos permiten asegurar que este punto de vista ya está superado.

Aunque nadie haya aún seguido paso por paso el desarrollo de una serie de sucesión completa, desde el pedregal fluvial o de una laguna hasta el bosque climácico [1], puede deducirse mucho con seguridad a partir de las relaciones de vecindad especiales y temporales, y puede recomponerse la sucesión completa a partir de las series parciales realmente observadas, tal como lo demuestra el ejemplo citado anteriormente. Puede reconstruirse la serie completa a partir de varias sucesiones parciales, que se presentan simultáneamente pero son de distinta edad, que pueden observarse directamente, y que pueden explicarse en relación con su dependencia frente a la evolución del suelo.

Que el clima permanezca absolutamente constante no es tampoco una condición necesaria para el desarrollo normal de una serie. Si las comunidades climácicas no se consideran de un modo demasiado estrecho, toleran una amplitud de variabilidad climática bastante grande, y, como consecuencia, pueden extenderse sobre amplias regiones (*Quercetum ilicis, Querco-Carpinetum, Piceetum subalpinum,* etc.).

Una modificación acentuada no tiene lugar si no se da un cambio climático profundo y duradero. Naturalmente, donde antes se pone de manifiesto es en las regiones marginales.

Existe aún otra posibilidad, y es que la evolución normal esté influida y regulada por la migración de especies, independiente del clima, y en ocasiones puede incluso ser dificultada por tal hecho. No obstante, según las observaciones de que disponemos, esto sólo parece darse cuando el hombre interfiere en la vegetación primitiva de un modo destructivo.

De este modo han desaparecido las comunidades finales naturales de ciertas islas tropicales. Ya que éstas se componían de especies sensibles, antiguas y de poca capacidad de adaptación, y que dichas especies en parte han sido exterminadas, se oponen dificultades insuperables a la reconstitución de la comunidad climácica.

Cuanto más duradera y profunda sea la influencia humana, más difícil resulta el hacerse una imagen de la comunidad climácica correspondiente a la realidad. Hay que resaltar también que la comunidad climácica equilibrada es sólo un descanso, una pausa en la continua modificación de la vegetación.

El estudio de la sucesión supone imprescindiblemente la pregunta: ¿alcanza la vegetación un reposo equilibrado y duradero bajo condiciones climáticas más o menos constantes? CLEMENTS, COWLES, WEAVER y HANSON responden afirmativamente. Basan su teoría del desarrollo de la vegetación en la introducción del concepto de clímax.

---

[1] Sólo son posibles las series completas partiendo de la roca cuando ésta no sobrepasa una cierta inclinación. Las comunidades fisurícolas no se desarrollan más; son comunidades permanentes (Fig. 320), que a lo largo del tiempo, igual que su substrato, están a merced de la erosión.

Clímax. Ningún otro problema se ha discutido tanto y tan intensamente entre los geobotánicos como el que se refiere al concepto de clímax y su posible utilización.

COWLES y CLEMENTS entienden por clímax la comunidad final, determinada climáticamente, de una región, comunidad que representa el equilibrio dinámico entre el clima, la geomorfología, el suelo y la vegetación (Fig. 367). Ya que tanto



FIG. 367. Bosque climácico del piso montano en los Cárpatos orientales junto a Zawojela, 900 m, bosque mixto de haya, abeto y picea. (Foto FIRBAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

la edafogénesis como el desarrollo de la vegetación de una región climática homogénea, suponiendo unas condiciones de relieve más o menos normales, se dirigen hacia un estado final (clímax) fijo y determinado principalmente por el macroclima, no debe dudarse de la validez de principio de la tesis.

R. BACH (1957) define la clímax del siguiente modo: «La clímax es el resultado del desarrollo natural de la vegetación bajo condiciones climáticas y de substrato dadas, excluyendo todas las influencias externas inhibidoras, como un avenamiento, una erosión o una acumulación de materiales anormal, en ella no

se da ninguna tendencia de sucesión. A esta definición le añadiríamos «suponiendo un cierto equilibrio del relieve» [1].

El desarrollo de la vegetación y la edafogénesis están bajo una estrecha interdependencia mutua. El desarrollo de la vegetación transcurre en consonancia con la edafogénesis y ésta está influida por la vegetación.

Sin embargo, en regiones de climas extremos (Artico, alta montaña, estepas desérticas) se oponen unas dificultades tales al desarrollo, que queda ya detenido en sus inicios (véase Br.-Bl., 1949) (Fig. 368).

La valoración práctica de la teoría de la clímax choca de todos modos con diversas dificultades, ya que entre el desarrollo del suelo y de la vegetación no



Fig. 368. La aridez extrema y la erosión eólica impiden la formación de una asociación climácica en gran parte del Sáhara. Al sur de Beni-Ounif, Argelia. (Foto Daguin.)

existe ningún paralelismo permanente, y porque el concepto de monoclímax propagado por Clements no tiene una aplicación general si se interpreta en sentido estricto.

Por un lado, el macroclima puede experimentar en las montañas alteraciones frecuentes y considerables de carácter local, en relación con el relieve cambiante; luego puede suceder que la edafogénsis influida por el substrato conduzca a distintos estados finales en la misma región, los cuales no han de soportar necesariamente la misma comunidad final (véase pág. 615), y por último, las influencias antropozoicas pueden mantener el estado final de la vegetación modificado en un estado de equilibrio duradero. Tansley, que en base a Clements se ha ocupado en Gran Bretaña del problema de la clímax, diferencia una clímax edáfica, otra fisiográfica, otra biótica, etc.

---

1 La clímax puede instaurarse sobre suelos de nivel de desarrollo muy distinto (ejemplo, *Quercetum ilicis galloprovinciale*).

Cooper (1922, pág. 75) exigía ya que la clímax se manifestase en suelos muy distintos, y que las adaptaciones de las especies dominantes estén en consonancia con el carácter del clima.

TANSLEY se convierte así en un defensor del sistema de la policlímax (véase SELLECK, 1960). Tal como resalta WHITTAKER (1962), por sí sólo el hecho de que actualmente existen no menos de 35 términos con la denominación «clímax», indica hasta dónde puede conducir esta concepción. Parece, por tanto, indicado, prescindiendo de disquisiciones teóricas, partir de la unidad de vegetación concebida como comunidad final del desarrollo de la vegetación de una

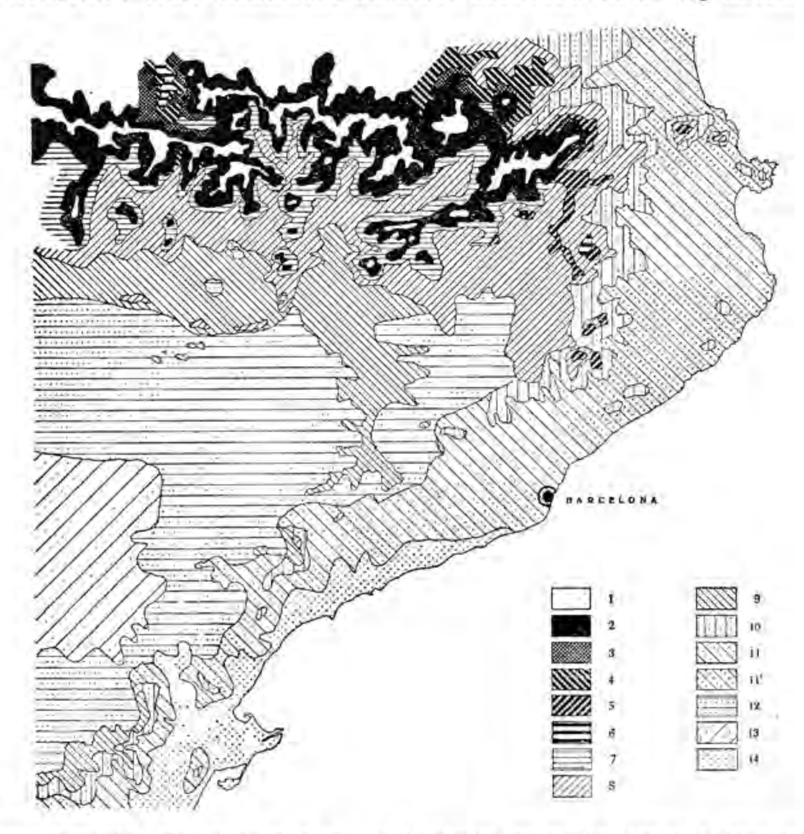


FIG. 369. Dominios climácicos de Cataluña (según O. DE BOLÒS, 1957). 1, Piso alpino (dominio climácico del *Festucion supinae*). 2, Dominio del *Rhododendro-Vaccinion*. 3, Dominio del *Goodyero-Abietetum*. 4, Dominio del *Scillo-Fagetum*. 5, Dominio del *Helleboro-Fagetum*. 6, Dominio del *Isopyro-Quercetum roboris*. 7, Dominio de los bosques de *Pinus silvestris* y del *Hepatico-Coryletum*. 8, Dominio del *Buxo-Quercetum pubescentis*. 9, Dominio del *Violo-Quercetum fagineae*. 10, Dominio del *Quercetum mediterraneo-montanum*. 11, Dominio del *Quercetum ilicis galloprovinciale*. 11, Dominio del alcornocal (*Quercetum galloprovinciale suberetosum*). 12, Dominio del *Quercetum rotundifoliae*. 13, Dominio del *Rhamno-Cocciferetum*. 14, Dominio del *Querco-Lentiscetum*.

región e investigar a partir de ella las causas del desarrollo, climáticas, edáficas, fisiográficas y bióticas determinantes. Así resulta que al considerar las comunidades en amplios espacios, el clima es con mucho el factor más importante.

Esta conclusión puede extraerse de todos los mapas de clímax correspondientes a grandes superficies, como el mapa de las regiones climácicas de Cataluña de O. DE BOLÒS (1957; Fig. 369) (véase también RIVAS GODAY y BORJA CARBONELL, 1961).

En las regiones de antigua cultura, que han sido radicalmente transformadas por el hombre y donde se han destruido los últimos restos de la clímax, la comunidad climácica es una hipótesis, que de todos modos puede apoyarse en la presencia de especies características o grupos de especies significativos.

Afortunadamente quedan todavía hoy posibilidades de estudiar el desarrollo total de la vegetación en su dependencia primitiva respecto del suelo y del clima. WALTER (1937) indica conocer personalmente algunas regiones del Africa oriental en las que la comunidad climácica ocupa hasta el 90% de la superficie total[1]. Tampoco debería ser difícil reconstruir las comunidades climácicas en las grandes regiones forestales y de tundra en el Norte. Dificultades algo mayores se oponen a su reconstrucción en los países alpinos.

Cuanto más ampliamente se conciba la comunidad climácica, más exclusivo será su condicionamiento por parte del clima general, sin que intervengan las condiciones edáficas.

Algunas alianzas climácicas y también, aunque menos frecuentemente, algunas asociaciones, están determinadas exclusivamente por el clima. El *Quercion ilicis* y el *Oleo-Ceratonion* de la región mediterránea, ambos totalmente independientes de la edafogénesis, constituyen la etapa final del desarrollo de la vegetación determinado por el clima en amplios espacios, cualquiera que sea el substrato edáfico.

Las alianzas de alta montaña del *Rhododendro-Vaccinion* de los Alpes y los Pirineos y del *Caricion curvulae* de los Alpes, del Tatra y de los Balcanes (Rilo Dagh), están condicionadas principalmente por el clima, pero también están influidas por la evolución del suelo.

Estas alianzas son acidófilas y calcífugas, pero ya que la edafogénesis determinada por el clima tiene un curso ineludiblemente abocado a la acidificación, llegan a ocupar también al final suelos originariamente básicos y ricos en cal, y como la acumulación del suelo favorecida por la cubierta vegetal avanza rápidamente (véase pág. 663), la acidificación de los suelos calcáreos tiene lugar relativamente en poco tiempo, por lo menos dentro de un lapso de tiempo en que el clima pueda considerarse constante.

Si se basa la clímax en la comunidad final, definida a nivel de asociación, el desarrollo de la vegetación puede estar influido decisivamente también por otros factores, además del clima; naturalmente esto también es válido, y en mayor grado, para las subunidades (subasociaciones), etc.

Cuanto más estrechamente se circunscriba la etapa final del desarrollo de la vegetación, más difícil es ponerla de relieve, y tanto más necesario es tomar en consideración para su concepción el desarrollo del suelo e incluso factores de la historia de la flora (migraciones de especies) o bióticas.

Lo mismo que la alianza del *Quercion ilicis*, el *Quercetum galloprovinciale*, como asociación, está determinado exclusivamente por el macroclima. No obstante, dentro de la asociación existen subunidades pedológicamente diferenciadas, que aparecen unas junto a otras en áreas bien delimitadas, y a las que, aplicado a las subasociaciones, se refiere el concepto de grupo climácico.

Grupo climácico. La teoría de la monoclímax no es difícil de aplicar en los Alpes y la región mediterránea, si el concepto de comunidad final no se consi-

---

[1] Frente a esto se encuentra la observación de BÉGUÉ, especialista en selvas tropicales (1961, pág. 149), según la cual resulta difícil encontrar una vegetación en los bosques tropicales africanos que, a pesar de su apariencia primitiva, no haya sido transformada una u otra vez por el hombre.

dera de un modo demasiado estricto. Por el contrario, en el marco de la sistemática fitosociológica finamente diferenciada del noroeste de la Europa media pueden desarrollarse en la misma región bajo climas semejantes dos o tres comunidades finales delimitadas en sentido estrecho, a las que corresponden perfiles del suelo totalmente distintos. TÜXEN (1937), el primero que insistió en este aspecto, habla de un grupo climácico. Si se emplea un concepto estricto de las comunidades climácicas pueden distinguirse grupos climácicos correspondientes a determinados perfiles del suelo, también en otras regiones. Para resolver la cuestión de la clímax hay que recurrir en este caso a las leyes de la edafogénesis.

Acidificación del suelo. El desarrollo del suelo y de la vegetación en toda la Europa media y occidental fresca y húmeda, desde Polonia hasta las Islas Británicas, están dominados por la acidificación del suelo.

Se trata de un lavado de las sales nutritivas determinado por el clima, que conduce con el tiempo a un suelo intensamente ácido a partir de otros básicos o débilmente ácidos. Como consecuencia, se eliminan primero las plantas que necesitan cal y nutrientes a medida que avanza el desarrollo de la vegetación sobre suelos inicialmente básicos. Tal como resalta GODWIN (1949), estas especies quedan limitadas a lugares donde la erosión se opone a la edafogénesis.

La tendencia a la acidificación puede favorecerse o también interrumpirse por la actuación del hombre. Suponiendo el clima constante, ha de conducir en todo caso a lo largo del desarrollo del suelo, desde Polonia hasta Irlanda, a una comunidad acidófila final que soporta la acidez.

Vegetación natural potencial. La vegetación actual, influida por el hombre en los países de antigua cultura, representa sólo en casos excepcionales la vegetación natural real. Por lo común, ha sido más o menos alterada por el hombre y sus acompañantes animales, de tal modo que incluso si deja de explotarse no vuelve siempre a su estado natural, esto es, a la comunidad final original. El estado del suelo puede haber empeorado tanto que resulte imposible el restablecimiento del equilibrio biológico primitivo. Abandonado a sí mismo, se instaura una vegetación final distinta. TÜXEN (1956) denomina vegetación potencial natural al estado final que es posible alcanzar.

Esta vegetación potencial natural es un estado ideal, cuyo conocimiento es interesante, ya que permite estimar las posibilidades del hábitat. La vegetación potencial natural actual en la Europa media y otros países de antigua cultura no es en realidad más que la suma de sus comunidades permanentes naturales y sus comunidades climácicas, si no consideramos las comunidades iniciales y sucesoras, insignificantes en cuanto a superficie (TÜXEN, 1956). Acerca de la importancia cartográfica de la vegetación potencial natural, véase la página 727.

Clímax alterada (deflected). Bajo este concepto introducido por GODWIN y TANSLEY (1929) se entiende un estado de vegetación relativamente estable, que debe su existencia a las actuaciones humanas, como el pastoreo persistente, la siega, el fuego, la influencia sobre el nivel del agua freática, etc. En las regiones explotadas desde hace mucho tiempo es frecuentemente difícil diferenciar entre el estado final determinado por el clima y el derivado. DONEVAN (1961) considera los bonitos pinares de las tierras altas de Nicaragua y la mayoría de sus praderas y estepas fruticosas como «deflected climaxes».

Variantes de la clímax. Tal como hemos visto, el concepto de clímax puede ser más amplio o más estricto, aplicado a alianzas, asociaciones o subasociaciones. Dado que, sobre todo en los países de antigua cultura, el concepto de comunidad climácica tiene siempre mucho de hipotético, parece deseable emplearlo en su forma más amplia.

En las regiones poco investigadas habrá que conformarse también con la determinación de la alianza a la que pertenece la comunidad final. Por el contrario, en las regiones fitosociológica y edáficamente bien estudiadas es posible una definición más estricta de la comunidad climácica. Sin embargo, se recomienda no considerar como comunidades climácicas propias e independientes a las unidades muy estrechamente definidas, sino tratarlas y denominarlas como variantes de una asociación climácica más amplia. Pueden estar determinadas por la inclinación muy diferente del suelo, por la orientación, las características petrográficas de la roca madre o por la granulación del suelo, que influyen hasta en el estadio climácico.

WESTHOFF ha reconocido en la región de morrenas del Hohe Veluwe en Holanda distintas variantes climácicas del *Querco-Betuletum*, determinadas exclusivamente por diferencias en el porcentaje de coloides en la arena de la morrena.

La tendencia a la acidificación del suelo puede seguirse en dirección hacia el suroeste hasta Portugal septentrional y medio. Aquí conduce al *Rusco-Quercetum roboris* climácico, cuya regeneración está favorecida actualmente por la progresiva expansión del bosque de *Pinus pinaster*.

Si no hay ningún aporte de carbonatos, la sucesión determinada por el clima transcurre también en los Alpes desde los suelos ricos en electrólitos hasta los fuertemente ácidos, esto es, de las comunidades basófilas a las finales muy acidófilas. Este proceso de desarrollo se completa tanto más deprisa cuanto más acentuada sea la oceanidad.

Las comunidades climácicas en las montañas se disponen normalmente paralelas a los pisos de altitud. Para que aquí se alcance la clímax es imprescindible un cierto equilibrio del relieve; allí donde éste no se da, la comunidad climácica sufre un desplazamiento hacia arriba o hacia abajo, y las comunidades permanentes de las laderas muy pendientes difieren más o menos de la clímax según la orientación y la pendiente.

Parque Nacional Suizo. En el Parque Nacional Suizo se ha estudiado simultáneamente durante decenios el desarrollo del suelo y de la vegetación. La sucesión se desarrolla allí, en el piso subalpino, del siguiente modo.

Sobre el pedregal calcáreo crecen primero el herbazal claro, el *Petasitetum paradoxi*. A esta comunidad inicial basófila le sigue un bosque de pino albar y brezo, el *Pino-Ericion*, que con el desarrollo creciente conduce al suelo húmico carbonatado, con poco depósito de mor primero y abundante después, sobre el que aparecen sucesivamente los acompañantes acidófilos del *Rhododendro-Vaccinion*. Al aumentar el horizonte de humus superpuesto aumenta el terreno ocupado por los mismos, de modo que al final, incluso sobre un substrato edáfico rico en carbonatos con una importante capa de humus superpuesto, la comunidad climácica, el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*, toma posesión del suelo. El estrato de mor es decisivo para la expansión de esta comunidad climácica (véase pág. 645).

La asociación climácica coloniza incluso la roca dolomítica compacta, siempre que la pendiente de la ladera no sea excesiva. La edafogénesis proporciona

aquí, a través de un depósito de humus de hasta un metro de grueso, la condición previa para la buena vitalidad de las especies características acidófilas.

La posibilidad de establecer una relación directa entre el desarrollo de la vegetación y la edafogénesis, y de determinar el tiempo en que se desarrolla, se da aquí en las distintas terrazas de pedregal de diferente edad en el río Fuorn. Sobre el aluvión del río rico en carbonatos conduce a lo largo de unos dos mil años desde el suelo bruto con su vegetación calcícola hasta el bosque de cembro con rododendro.

Donde la sucesión es más rápida es sobre un substrato de silicatos, y termina en la misma comunidad climácica.

La edafogénesis conduce en la parte superior del área forestal a podsoles férricos humosos, o a podsoles húmicos, que soportan igualmente al *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*. Sobre perfiles edáficos análogos, se encuentra una comunidad climácica semejante, tanto en los Alpes, en el Tatra, como en los Pirineos.

Por encima del límite climático del bosque, alrededor de los 2300 m en los Alpes centrales, el dominio climácico del piso del pastizal alpino incluye dos asociaciones florísticamente muy relacionadas, el *Curvuletum* y, más abajo, el *Festucetum halleri*, que forma una franja por encima del límite forestal, y frecuentemente se engrana con el *Curvuletum*. Para la denominación de este dominio climácico no se escogió por eso el nombre de una asociación, sino el de una alianza (dominio climácico del *Caricion curvulae*).

En los Alpes de los Grisones septentrionales se van sucediendo los siguientes dominios climácicos:

1. Dominio climácico del *Fagetum praealpinum* hasta unos 800 m.
2. Dominio climacico del *Piceetum montanum* hasta 1.200 m.
3. Dominio climácico del *Piceetum subalpinum* hasta 1.900 m.
4. Dominio climácico del *Rhododendro-Vaccinietum* hasta 2.150 m.
5. Dominio climácico del *Caricion curvulae* hasta 2.600 m (Fig. pág. 712).

Anteriormente hemos dado ya su delimitación frente al dominio climácico del cembro y el alerce, limitante en la parte inferior.

Por encima del dominio climácico del *Caricion curvulae*, en la región de las tierras heladas, se elevan las altas cumbres nivales, ocupadas por asociaciones de rocas, de pedregales, de algas y de líquenes crustáceos. Aquí queda excluida una comunidad climácica homogénea, lo mismo que en las regiones desérticas; en éstas, los fragmentos aún presentes de comunidades arenícolas, de pedregales y de rocas, dependen de la composición petrográfica de las rocas y se diferencian mucho florísticamente entre sí (véase pág. 335).

Regiones no alpinas. El límite superior de los dominios climácicos en Europa, también en lugares distintos a los Alpes, transcurre siempre algo más alto en las laderas de solana y algo más bajo en las de umbría que en las superficies poco inclinadas. La dirección de desarrollo está también determinada en las montañas medias por la formación de humus y la acidificación del suelo. A las comunidades iniciales basófilas les siguen otras más o menos acidófilas; la comunidad climácica es siempre acidófila y se forma sobre cualquier substrato rocoso. Unicamente no se alcanza la clímax en las laderas muy pendientes sobre la roca calcárea compacta, porque la evolución del suelo no puede actuar debido a que la humificación está inhibida, y a que es posible el aporte de carbonatos.

La distribución de las precipitaciones determina muchas veces los límites de las clímax en la llanura (véase Fig. 370).

La dependencia de la asociación climácica respecto de la pendiente del suelo y del substrato en el alto Tatra han sido representadas gráficamente por PAWLOWSKI (1935; Fig. 371) Como en los Alpes y en los Pirineos, la comunidad climácica del *Trifido-Distichetum* permanece limitada en las montañas calcá-

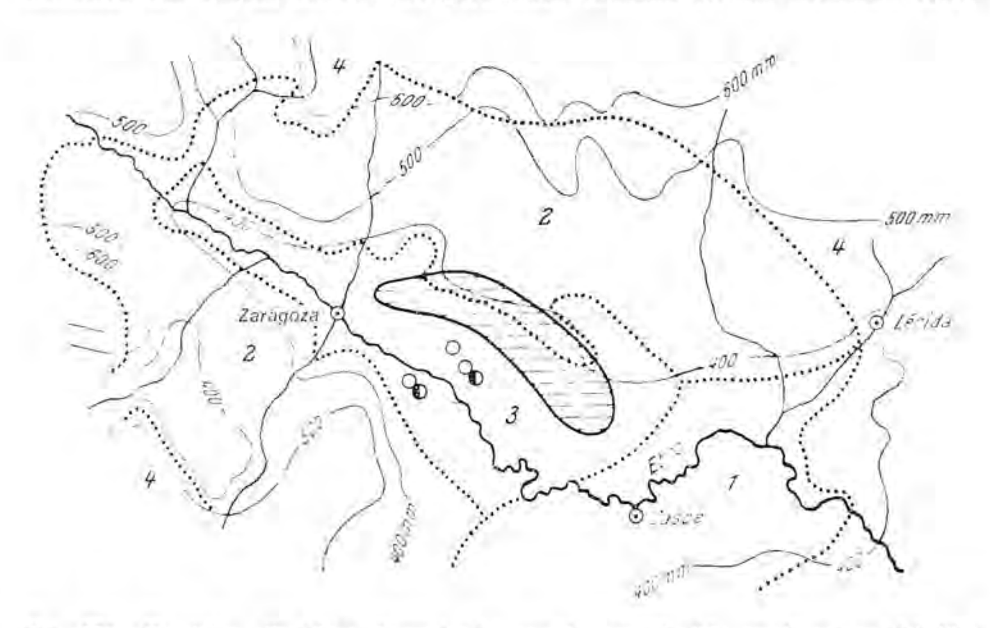


FIG. 370. Dominios climácicos determinados por la precipitación en la estepa del Ebro (según BR.-BL. y O. DE BOLÒS, 1957).

1 Dominio climácico del *Rhamno-Cocciferetum pistacietosum*, 2 *Rhamno-Cocciferetum cocciferetosum* y *caricetosum humilis*, 3 *Rhamno-Cocciferetum thuriferetosum*, 4 *Quercetum rotundifoliae*. ≡ *Juniperus thurifera*, ○ *Eurotia ceratoides*, ◐ *Astragalus cruciatus*.

reas, en situaciones horizontales o muy poco inclinadas. PAWLOWSKI, SOKOLOWSKI y WALLISCH (1927) diferencian en el Tatra de Polonia (Morskie Oko) los siguientes dominios climácicos, que corresponden a otros tantos pisos altitudinales:

1. Dominio climácico del *Fagetum* hasta unos 900 m.
2. Dominio climácico del *Piceetum* 900 a 1.500 (1550) m
3. Dominio climácico del *Pinetum mugi* 1.500 a 1.800 (1850) m
4. Dominio climácico del *Trifido-Distichetum* 1.800 a 2.200 m.
5. Dominio climácico del *Distichetum subnivale* 2.200 a 2.500 m.

En la región de la Cerdaña (Pirineos orientales) se suceden con el siguiente orden:

1. Dominio climácico del *Quercetum ilicis* hasta 700 m.
2. Dominio climácico del *Quercion pubescenti-petraeae* hasta 1.600 m.
3. Dominio climácico del *Rhododendro-Vaccinion* hasta (2350) 2400 m.
4. Dominio climácico del *Hieracio-Festucetum supinae* de 2400 a 2800 m.

Paraclímax. Juntamente con TÜXEN, denominamos paraclímax a una comunidad que, como consecuencia de condiciones edáficas extraordinarias, difiere de la clímax potencial regional, y ya no continúa desarrollándose.

En la región de terrenos diluviales del NW de Alemania y de Holanda dominan como substrato edáfico sobre amplias zonas las arenas diluviales cuarzosas, secas, pobres en coloides y fuertemente acidificadas, que soportan el bosque acidófilo de robles y abedules, el *Querco-Betuletum*, mientras que según TÜXEN debe considerarse el bosque de robles y carpe, el *Querco-Carpinetum*, como comunidad final climáticamente determinada.

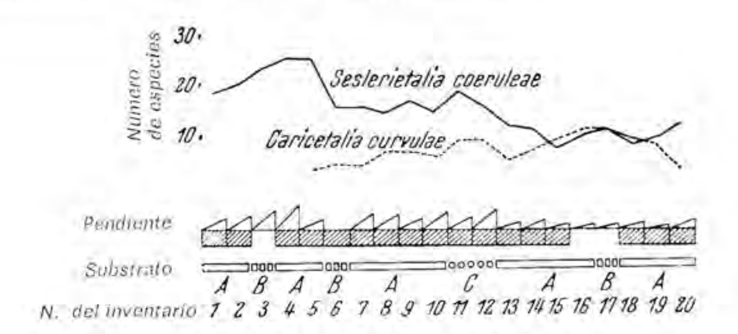


FIG. 371. Serie de desarrollo: *Versicoloretum* → *Trifido-Distichetum*. Número de las especies características de los *Seslerietalia coeruleae* (incluyendo las especies características del *Versicoloretum*) y de las *Caricetalia curvulae* en relación con la pendiente del suelo y con el grado de cobertura del mismo por la vegetación. Substrato *A*: roca calcárea o dolomita, *B*: marga calcárea, *C*: substrato pobre en cal (según PAWLOWSKI).

La tendencia a la acidificación del suelo, determinada climáticamente, no conduciría normalmente nunca al *Querco-Betuletum* bajo las condiciones climáticas reinantes. Por otra parte, el *Querco-Betuletum* no tiene posibilidades de ulterior transformación sobre la arena cuarcífera; se trata de un estadio final definitivo, que se escapa al marco de la vegetación climática, una paraclímax.

Mientras que la asociación climácica puede instalarse más pronto o más tarde sobre los substratos edáficos más distintos, la paraclímax está ligada a un medio petrográfico muy específico, está en primer lugar determinada petrográficamente.

La dirección y la intensidad determinada por el clima de la tendencia de desarrollo del suelo y de la vegetación son decisivas para juzgar si nos encontramos ante una clímax o una paraclímax.

De momento no es posible decidir si en el caso del monte bajo esclerofilo que se desarrolla sobre arenisca en el suroeste de Australia, al lado de la pluviisilva que se establece sobre basalto, según describe BEADLE (1955), se trata de una paraclímax o de un grupo climácico.

Las amplias altiplanicies calcáreas de las Causses del Sur de Francia con sus estepas de *Stipa* (Fig. 372), que se habían considerado anteriormente como zonas climáticamente sin bosques, punto de vista que se ha rechazado actualmente, albergan junto a extensos prados esteparios de *Stipa* cuatro comunidades forestales distintas:

Bosque basófilo de roble pubescente, bosques de pino albar, hayedos y poblaciones medianamente acidificadas de carballo (*Quercus robur*), todos a la misma altitud.

Los pinares naturales, ligados a suelos brutos poco profundos con poca tierra, son comunidades de transición; si se abandonan irán penetrando cada vez más en ellas plantas leñosas planifolias.

El hayedo, como asociación, forma en gargantas húmedas y en laderas de umbría una comunidad permanente determinada por el relieve que no se desarrolla más (*Buxo-Fagetum*).

El bosque de roble pubescente (*Buxo-Quercetum*), en su constitución típica, ocupa rocas carbonatadas puras, calizas cristalinas o dolomita (rendzina inicial o suelos húmicos carbonatados), en los que casi no puede apreciarse acidificación.



FIG. 372. Estepa secundaria de *Stipa pennata* en el Col de Capelier, Causse, sustituyendo al *Buxo-Quercetum pubescentis*.

El bosque de carballo (*Quercion robori-petraeae*), por último, es rico en especies acompañantes acidófilas, e indica una acidificación del suelo.

Este bosque de *Quercus robur*, que se sitúa entre el *Quercetum medio-europaeum* y el *Querco-Carpinetum*, se desarrolla sobre las rocas más variadas: silicatos, estratos jurásicos, de lías y de retiense, cuyos suelos forestales están sometidos a la acidificación, y puede ser considerado, por tanto, como comunidad climácica de la región, mientras que el bosque de roble pubescente, mucho más extendido pero unido estrechamente a la caliza cristalina y a la dolomita, debe ser considerado como comunidad permanente determinada edáficamente. No puede tratarse de una paraclímax para las Causses, porque la acidificación determinada climáticamente avanza hasta el bosque de carballo cuando el suelo se descalcifica.

Paraclímax tropicales. Los investigadores belgas han descrito comunidades paraclimácicas en los trópicos.

Focan y Mullenders (1948) valoran como paraclímax un bosque húmedo sobre suelos graníticos amarillos en el alto Lomani (Congo), el *Canarietum schweinfurthii.* Germain (1952) considera bosques paraclimácicos dos asociaciones forestales, el *Albizzio-Strychnetum stuhlmannii* de los suelos arenosos empobrecidos y el *Baphietum descampsii* acompañante de los ríos en la llanura de Ruzizi. Schnell (1952), en su estudio acerca de la vegetación de Guinea, lo mismo que Emberger, Mangenot y Miège (1950), subrayan la presencia simultánea en Africa occidental de comunidades determinadas por el suelo y por el clima, aunque a veces resulta difícil, como ellos dicen, decidir si se trata de una comunidad climácica o paraclimácica.



Fig. 373. Bosque en galería del *Sesbanio-Phoenicetum reclinatae;* comunidad permanente en Molindi, Congo. (Foto De Witte, Coll. Inst. Parcs Nat. Congo Belge; véase Lebrun, 1947, pág. 674.)

La comunidad final de los suelos incrustados lateríticos de los trópicos, constituidos fundamentalmente por Al_2O_3 y Fe_2O_3, cuya constitución se remonta a una época climáticamente distinta de la actual, podría representar igualmente una paraclímax.

Comunidad permanente. Se denominan comunidades permanentes aquellas que por cualquier motivo no han alcanzado el estado final climáticamente posible o que no lo pueden alcanzar, pero que se mantienen durante mucho tiempo y conservan su característica sociológica. El revestimiento de cianofíceas de una pared rocosa calcárea, el prado de *Polytrichum* de los ventisqueros alpinos (figura 602) y el bosque de ribera a lo largo de la zona freática de los grandes

ríos son comunidades permanentes (Fig. 373). Se diferencian de la comunidad climácica porque en ellas puede darse una evolución posterior, bajo determinadas condiciones, sin modificación del clima, mientras que en la clímax es esta evolución imposible sin una modificación del clima.

Oscilaciones de la clímax. La comunidad climácica madura sufre alteraciones, debido a fenómenos naturales (acción del viento, aludes, incendio, inundaciones, etc.), que pueden tener como consecuencia alteraciones considerables en la composición específica, que denominamos con FURRER (1922) oscilaciones de la clímax.

En las montañas donde se encuentran dos comunidades climácicas, frecuentemente interpenetradas, es también frecuente que se den mezcladas, y entonces no es siempre fácil decidir si se trata de una oscilación de la clímax o si ello responde a un cambio del clima. Las oscilaciones de la clímax «determinadas» por el clima pueden coincidir con cambios de clímax. Podemos preguntarnos si el retroceso actual de los glaciares y el ascenso de la vegetación en los Alpes (véase pág. 659) se basan en una modificación insignificante del clima, o bien señalan el inicio de un cambio importante del mismo.



FIG. 374. Sucesión de la vegetación y transformación del suelo en el piso alpino de los Alpes (según LÜDI, 1930).

La invasión del bosque por las turberas en los bosques no puede considerarse siempre como una oscilación de la clímax. La turbera alta de Flahult, junto a Jönköping en Suecia, es un ejemplo típico. Según G. ANDERSSON y HESSELMAN (1910, pág. 152), el estrato de turba de *Sphagnum*, de 3 m de grueso, se encuentra sobre el substrato mineral, sobre el que creció el bosque. Después del incendio del bosque se interrumpió la actividad desecante del estrato arbóreo (transpiración, retención de la precipitación); simultáneamente tuvieron lugar modificaciones físicoquímicas del suelo. Debido a ello, y favorecidos por la humedad aumentada, los esfagnos de elevado valor edificador desarrollaron su actividad constructora y constituyeron directamente sobre el estrato incendiado una turbera alta rica en arbustos enanos, que actualmente sólo es coronada por pinos albares raquíticos aislados (véase también DU RIETZ, 1954).

Clímax y comunidad óptima. Desde el punto de vista de los investigadores americanos la sucesión transcurre desde las comunidades iniciales xero o hidrofíticas hasta las comunidades finales mesofíticas; según esto la comunidad climácica sería la más marcadamente mesofítica del país. Esta concepción no puede admitirse de un modo general. En Europa se encuentran también comunidades climácicas xéricas, por ejemplo, bajo el clima húmedo de los Alpes, donde hay lixiviación del suelo y acumulación de humus bruto. LÜDI lo expresa en el siguiente esquema (Fig. 374).

LÜDI (1930) considera comunidad óptima a la que presenta una mayor producción de materia orgánica; no ha de coincidir necesariamente con la clímax (Fig. 375).

La comunidad óptima en la región del Parque Nacional Albert, junto al lago Edward, es la majestuosa selva virgen del *Pterigotetum macrocarpae,* muy rica en bejucos. Pero sólo se presenta con carácter estrictamente local bajo condiciones edáficas muy particulares (humedad del suelo), mientras que el *Euphorbietum nyikae,* un monte bajo cactoide de hasta 15 m, ocupa grandes superficies como clímax (LEBRUN, 1947, pág. 737).

En la región mediterránea septentrional, el *Populetum albae* mesofítico es la comunidad óptima, y el *Quercetum ilicis* xérico es la clímax; la clímax no es casi nunca la comunidad óptima en las regiones áridas y semiáridas.



FIG. 375. *Populetum albae,* etapa óptima de esta comunidad permanente en la región aluvial del sur de Francia. (Foto ZARZYCKI.)

Sucesiones progresivas y regresivas, primarias (naturales) y secundarias (antropógenas). Todas las series que conducen a la clímax son progresivas. Las sucesiones regresivas, que se alejan de la clímax, están determinadas generalmente por el hombre o por los animales y en algún caso más raro por fenómenos naturales (Fig. 376 a 378). Sin embargo, la constitución de turberas como consecuencia de un aumento del nivel del agua se cuenta entre las sucesiones regresivas (véase también pág. 376).

Las sucesiones progresivas son, como tales, generalmente fáciles de reconocer; más difícil de reconocer y mucho más raro es el desarrollo natural regresivo, cuya existencia parece haber rechazado CLEMENTS (según LÜDI, 1930, página 534).

Por todas partes aparecen sucesiones regresivas determinadas por la actuación del hombre; en la región mediterránea alcanzan una extensión enorme (figuras 376 a 378).

Los acontecimientos destructores naturales o debidos a guerras (inundaciones, derrumbamientos de rocas, bombardeos) son catástrofes que inician sucesiones progresivas secundarias.

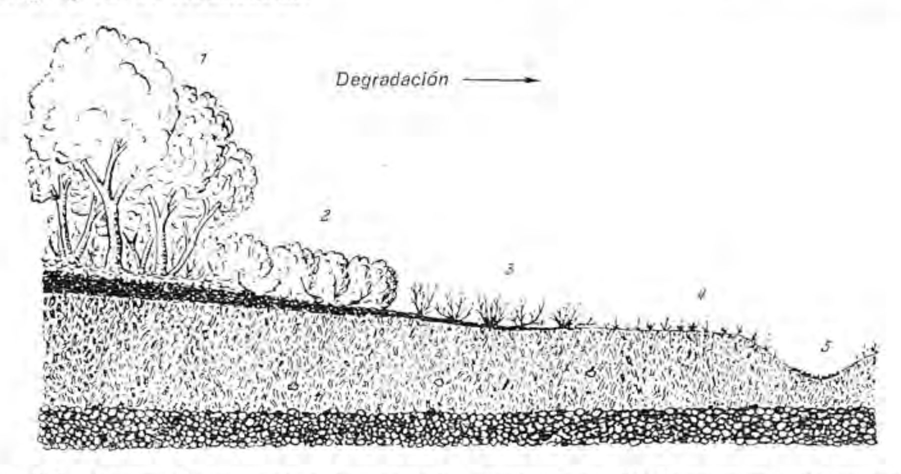


FIG. 376. Etapas de regresión y comunidades sustituyentes del *Quercetum ilicis pubescentetosum* sobre pedregal pliocénico silíceo. *1 Quercetum ilicis pubescentetosum, 2 Cocciferetum callunetosum, 3 Erico-Lavanduletum stoechidis, 4 Tuberarietum guttatae, 5 Isoetetum duriaei* en las concavidades que se acumula agua de lluvia.

La escuela angloamericana diferencia entre sucesión primaria de comunidades, desencadenada independientemente del hombre, y sucesiones secundarias, provocadas por el hombre.

Puede hablarse también de sucesiones naturales y antropógenas. Las sucesiones naturales están limitadas principalmente a los países hiperbóreos, a la alta montaña y a las regiones de ribera y litorales. En las regiones densamente pobladas las comunidades de dunas, de pedregales, de rocas o acuáticas permiten reconocer por lo menos fragmentos del proceso natural de desarrollo.

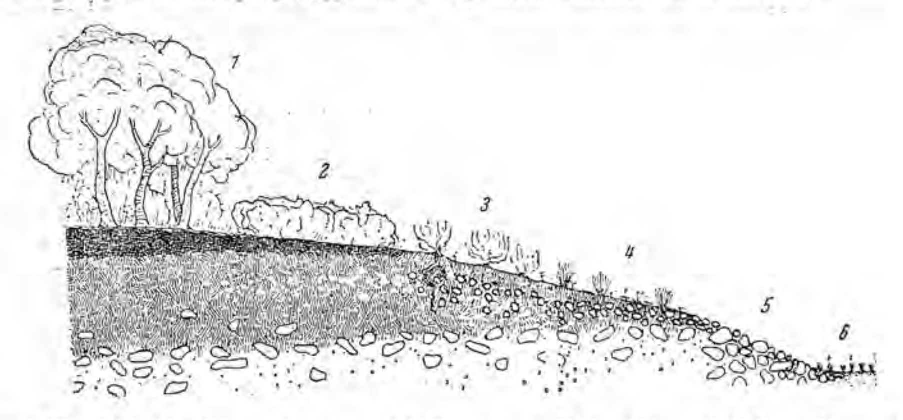


FIG. 377. Comunidades sustituyentes del *Quercetum ilicis galloprovinciale typicum* sobre marga calcárea junto a Montpellier. *1 Quercetum ilicis, 2 Quercetum cocciferae rosmarinetosum, 3 Rosmarino-Lithospermetum, 4 Aphyllanthion,* 5 suelo pedregoso desnudo, 6 *Deschampsietum mediae* sobre tierra fina arcillosa inundable.

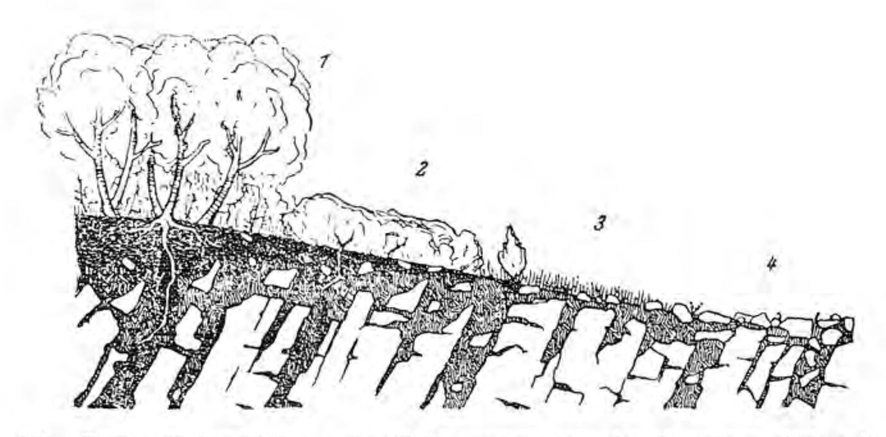


Fig. 378. Etapas de regresión y comunidades sustituyentes del *Quercetum ilicis galloprovinciale typicum* y su perfil edáfico sobre caliza compacta (de Br.-Bl., 1936). *1 Quercetum ilicis, 2 Quercetum cocciferae brachypodietosum, 3 Brachypodietum ramosi, 4* etapa de *Euphorbia characias* excesivamente pastoreada.

Las sucesiones progresivas determinadas por el hombre suceden a la destrucción total o parcial de la vegetación original por el fuego, roturación, pastoreo excesivo, operaciones de cultivo y posterior cese del aprovechamiento por el hombre. Abandonada a sí misma la vegetación, tiende al restablecimiento del equilibrio natural con los factores externos (Fig. 379). Las sucesiones antropógenas son frecuentes en todas las tierras de antigua cultura, sobre todo en épocas de crisis, cuando interrupciones en la venta disminuyen el precio de determinados cultivos por debajo de los mismos costes o, cuando falta mano de obra.



Fig. 379. Sucesión secundaria progresiva. Penetración de la asociación de *Aphyllanthes* y *Leontodon villarsii* sobre un antiguo terreno de cultivo erosionado por la lluvia cerca de Montpellier. (Foto Giacomini.)

TABLA 76. *Cuadrado permanente de* Puccinellia maritima (CHRISTIANSEN)

	1927	1929	1930	1931	1934	1936
			%			
Agrostis alba stolonifera	2	2	10	10	10	·
Aster tripolium	·	·	·	·	40	16
Puccinellia distans	·	·	·	·	·	20
Puccinellia maritima	70	90	52	50	18	·
Festuca rubra litoralis	·	·	·	·	4	5
Glaux maritima	·	6	3	2	5	·
Juncus bottnicus	·	·	25	26	20	50
Plantago maritima	3	2	10	10	·	·
Spergularia marginata	·	·	·	·	3	·
Triglochin maritimum	·	·	·	·	·	5

Una serie de observaciones efectuadas durante diez años por CHRISTIANSEN (1937) explica el desarrollo de una sucesión secundaria progresiva al interrumpirse un pastoreo intenso. Se investigaron cuadrados permanentes de 1 m^2 en la isla Schleimünde, de las Lotse, en la costa del mar Báltico.



FIG. 380. Sucesión secundaria progresiva del pastizal en hondonadas de la tierra roja erosionada entre Sfax y Sousse, Túnez. (Foto HUECK, Excurs. S.I.G.M.A)

Entre 1927 y 1936 desaparece totalmente *Puccinellia maritima,* que en un principio era dominante; en su lugar se establece una comunidad dominada por *Juncus bottnicus.*

Las sucesiones antropozoógenas regresivas y progresivas determinan muchas veces la apariencia del paisaje en los países de antigua cultura alrededor del Mediterráneo. La regresión, favorecida por la erosión que provoca la lluvia y el viento, puede conducir hasta la destrucción total de todo lo vivo (Fig. 381).

Ejemplos especialmente drásticos de sucesiones secundarias consiguientes al abandono del cultivo se nos presentan actualmente en muchos valles de los Alpes. En la región de la Durance, en la Maurienne, así como también en los valles próximos de los Alpes italianos, la agricultura desarrollada por los labradores aprovechaba totalmente hasta las últimas manchas de tierras que prometían un rendimiento. Esto se ha modificado fundamentalmente al cambiar las condiciones de vida y las ganancias. La clase campesina disminuye debido a dos guerras



FIG. 381. Resultado final irreversible de la degradación de la vegetación y del suelo por tala, incendio y pastoreo: les Ruffes du Lodevois, Francia meridional. (Foto JENNY-LIPS.)

mundiales y a la emigración. Las industrias proporcionan posibilidades de trabajo en las proximidades, y dan mejores sueldos. La consecuencia es la disminución y el encarecimiento de la mano de obra campesina. Actualmente ya no compensa cultivar las parcelas de tierra en situación desfavorable y difíciles de trabajar, por lo que se abandonan. Esta disminución en los campos de cultivo comienza en la periferia alejada de los centros de población; testigos de ello son las múltiples viviendas abandonadas, los muros en descomposición de las antiguas terrazas cultivadas y el avance de los herbazales.

En este terreno recuperado por la naturaleza se presentan primero las comunidades megafórbicas de los *Onopordetalia* y los estadios iniciales de comunidades cespitosas de la alianza del *Stipo-Poion carniolicae* de gran competividad.

El posterior desarrollo, distinto según la altitud y las condiciones del suelo, conduce a baja altitud al bosque de roble pubescente (*Buxo-Quercetum*), y en los sitios más elevados, al bosque de pino albar (*Ononi-Pinion*) (BR.-BL., 1961).

La diferenciación entre sucesiones primarias (naturales) y secundarias no tiene en sí gran importancia. El que una ladera pedregosa se haya originado por una explosión o un derrumbamiento de rocas, o que un incendio forestal haya sido provocado por el hombre o por un rayo, es indiferente para el desarrollo de la vegetación.

TREGUBOV (1941) ha seguido una sucesión secundaria desencadenada por un incendio forestal en el bosque virgen de los Alpes dináricos. Las primeras etapas se desarrollan bastante rápidamente; posteriormente se va haciendo cada vez más lento el curso de la sucesión (véase tabla 77).

TABLA 77. *Sucesión secundaria sobre superficies incendiadas en el bosque virgen dinárico* (según TREGUBOV, 1941)

Piceetum (con *Abies* y *Fagus*) (Clímax)
↑
Bosque de *Picea abies* puro
↑
Etapa de *Salix caprea*, *Populus tremula* y *Rubus*
↑
Etapa de *Calamagrostis epigeios*
↑
Etapa de *Epilobium angustifolium*

Mientras que la repoblación forestal artificial que se inicia en la fase de *Epilobium* es fácil, en la siguiente de *Calamagrostis* es casi imposible. Si las plántulas se dejan sin protección, se secan, y, en caso contrario, quedan cubiertas por el prado de *Calamagrostis* de cerca de un metro de altura y muy denso.

Las etapas de *Epilobium* y de *Salix caprea* desempeñan también en la Europa media un papel de pioneros importante en la colonización vegetal de los escombros de viviendas derribadas.

D) Unidades de sucesión

Todas las sucesiones en la vegetación se basan en desplazamientos del equilibrio de los individuos, que en último término conducen a un cambio de especies. La modificación puede ser rápida cuando la especie dominante avanza según un frente compacto, o cuando las condiciones ambientales experimentan una modificación repentina. Sin embargo, el proceso va normalmente de otro modo. La modificación de las condiciones del hábitat debida a factores externos o a la propia vegetación suele ser paulatina, con lo que se favorece la vitalidad de ciertas especies, mientras que otras quedan desfavorecidas y finalmente excluidas. Las especies mejor adaptadas a las condiciones modificadas del hábitat y más vigorosas se convierten en activas competidoras. En esta competencia por espacio, suelo y alimento es de importancia decisiva la productividad de semillas o de retoños, junto a la forma vital.

Se denomina etapa de la sucesión un cambio de especies claramente reconocible que tiene como consecuencia una modificación en la constelación específica.

Etapa. La etapa, la unidad sucesional de menor categoría entre las fácilmente definibles, corresponde a un paso particular de la sucesión, que se puede definir claramente con criterio florístico. Según su situación temporal en la serie evolutiva pueden distinguirse etapas iniciales, intermedias y finales. Las etapas iniciales, conquistadoras de nuevas tierras, corresponden generalmente a una vegetación sencilla sociológicamente, unistratificada y compuesta frecuentemente por criptógamas, algas, hongos, líquenes y musgos. En los climas árticos y nivales, así como en los desiertos, la etapa inicial es frecuentemente al mismo tiempo



FIG. 382. Etapa inicial de *Cyperus capitatus* formando una duna cerca de Agadir. (Foto R. MAIRE.)

también la etapa final climáticamente determinada, porque normalmente no puede continuar el desarrollo. La asociación liquénica de *Gyrophora cylindrica* de las cumbres nivales silíceas de los Alpes berneses (FREY, 1922) y la tundra de *Polytrichum* de las tierras próximas al Océano Glacial son tanto etapas iniciales como finales de la colonización vegetal.

El número de etapas intermedias está determinado por las condiciones climáticas y edáficas dominantes, pero también por la presencia de especies dinámicamente importantes que participen en el curso del desarrollo. En los climas templados son muchísimo más numerosas que las iniciales.

La mejor manera de denominar las distintas etapas de la sucesión es a través de las especies con elevado valor edificador. Se habla de una etapa de *Pru-*

nus spinosa, de *Dryas octopetala,* de *Brachypodium pinnatum,* caracterizadas por la dominancia de las especies correspondientes. Taxonómicamente puede tratarse de asociaciones, subasociaciones o sociaciones.

Una misma especie puede aparecer como determinante de una etapa bajo condiciones muy diferentes. *Calluna vulgaris* es dinamogenéticamente importante tanto en los *Cisto-Lavanduletalia* de la región mediterránea, como en el *Calluno-Ulicion* de la Europa occidental, en el *Juniperion nanae* de los Alpes, o en los complejos turbosos de colmatación de la Europa media. Algo semejante es válido para *Rhacomitrium canescens, Polytrichum piliferum* y *juniperinum, Nardus stricta, Festuca ovina* ssp. *duriuscula, Schoenus nigricans, Molinia coerulea,* etc.

Bajo climas análogos aparecen muchas veces etapas de desarrollo paralelas (homólogas) de composición florística, por lo menos en parte coincidente. Así, *Cyperus capitatus* en la arena de las dunas de Agadir juega el mismo papel que en las costas mediterráneas o en la costa atlántica de la Península Ibérica (figura 382), *Elymus arenarius* en las comunidades de dunas litorales del norte de Europa, de Asia y de Norteamérica, y *Dryas octopetala* en el pedregal de las altas montañas de los Pirineos hasta el Cáucaso y los países hiperbóreos.

Fase. Se denominan fases pequeños cambios de las especies. Se habla de fases iniciales, óptimas y finales de una asociación.

En la base de la consideración estática de la vegetación se encuentran en primer lugar las fases óptimas de las distintas asociaciones. En la consideración dinamogenética son naturalmente tan importantes las fases iniciales como las finales. No es raro que la fase final de una asociación (A) coincida con la fase inicial de la asociación sucesora (B), lo que se expresa adecuadamente en la tabla de la comunidad.

Serie. Se denomina «serie» (sere) el conjunto de las etapas genéticamente relacionadas entre sí que se van sucediendo con el tiempo.

Una serie normal se inicia generalmente sobre tierra nueva, y abarca frecuentemente varias etapas intermedias y termina en la comunidad final climáticamente determinada (Furrer, 1927).

Las series pueden ordenarse bajo distintos puntos de vista. Un primer principio de ordenación se basa en las condiciones del hábitat, sobre todo de las etapas iniciales.

Fukarek (1961) ordena las comunidades según series de dunas, de suelos, de lagos y series evolutivas oligotróficas; a ellas añade las comunidades vegetales sin una dinámica perceptible en la región.

La ordenación de series según el principio de desarrollo evolutivo parece la científicamente más justificada. Se basa principalmente en la semejanza de desarrollo de las series: modo y duración del proceso de desarrollo, número de las etapas que se suceden, y su paralelismo, así como la coincidencia de la etapa climácica. Al comienzo se sitúan las series más cortas, con el menor número de etapas que conducen a las etapas finales sociológica y ecológicamente más sencillas. La ordenación de las series y sus conjuntos, correspondiente a la progresión sociológica, se realiza entonces según la diferenciación creciente de la etapa final debida a la acentuación de la competencia, o según el número creciente de etapas, según la multiplicidad de formas vitales con ellas ligada, y según la duración creciente de la sucesión.

Según esto, podemos diferenciar:

A) COMUNIDADES FINALES PRIMITIVAS UNISTRATIFICADAS

1. *Competencia sólo por el espacio*

I. Series planctónicas. Comunidades en suspensión en el aire, el agua o la nieve.

2. *Competencia principalmente por espacio y alimento*

II. Series de bacterios, hongos y algas aún poco investigadas, y conocidas de modo deficiente.

3. *Competencia principalmente por espacio y luz*

III. Series liquénicas. Las comunidades liquénicas constituyen muchas veces la clímax en las altas montañas, por encima del límite del pastizal y en el Artico.

IV. Series muscinales. Las comunidades de musgos pueden ser climácicas en las regiones frías y húmedas (Siberia, Laponia, Färoër [landa de *Rhacomitrium*] Spitzberg) (véase Fig. 26, pág. 46).

Las series de líquenes y musgos no pueden diferenciarse muchas veces entre sí, sobre todo en las comunidades de criptógamas epifíticas.

B) COMUNIDADES FINALES BI O MULTISTRATIFICADAS

4. *Competencia por espacio, luz y alimento (competencia entre raíces)*

V. Series terofíticas. Extendidas en las regiones cálidas secas, con período de vegetación muy corto.

VI. Series de pastizales. Clímax del piso alpino de muchos países montañosos, de las sabanas primitivas y de las praderas.

VII. Series eucamefíticas. En regiones esteparias, principalmente sobre suelos alcalinos, y en regiones de la Tierra climáticamente desfavorables, frías, sobre suelos ácidos, como clímax (landas de matas, etc. Fig. 27).

VIII. Series arbustivas. Las comunidades arbustivas climácicas bordean por encima en algunas montañas el bosque, y forman zonas de arbustos. Se encuentran además en los países boreales y en las regiones cálidas y secas en la transición entre la estepa y el desierto (con matorral bajo). *Chaparral,* matorral de *Chamaerops, Garriga,* y *Sibljak* de los climas mediterráneos no deben considerarse como clímax, sino como comunidades de regresión y de transición.

IX. Series forestales. El término natural final del desarrollo de la vegetación en las zonas templadas, templadocálidas o cálidas es el bosque, siempre que su existencia no esté imposibilitada por falta de humedad, por influencia del viento, por un período de vegetación demasiado corto, o por costras del suelo en coraza.

Cada una de estas series principales puede subdividirse más. Así, en las series arbustivas pueden diferenciarse: series de arbustos espinosos, vegetales cactiformes, esclerofilos y de caducifolios.

Series completas y parciales. Se denominan completas a todas las que partiendo del agua o del suelo desnudo conducen a la comunidad final (comunidad permanente o climácica).

Para la comprensión y representación de una serie evolutiva completa se está generalmente obligado a reunir series parciales de diferente edad, ya que es difícil ver la serie completa en el mismo lugar.

Denominamos con FURRER (1925) variantes de series aquellas pequeñas desviaciones en el desarrollo de la sucesión que no justifican el reconocimiento de una serie específica. Al lado de las desviaciones provocadas por causas climáticas,

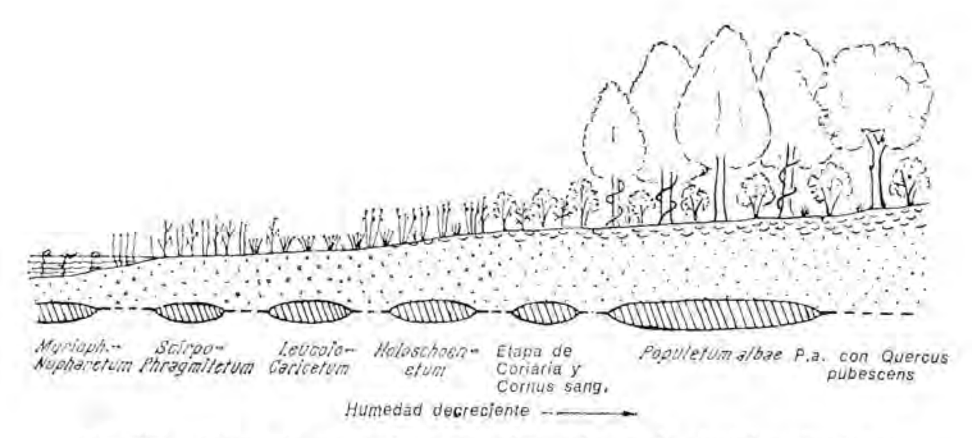


Fig. 383. Bosque de ribera. Serie completa sobre suelo aluvial profundo en el bajo Languedoc.

Tabla 78. *Paralelismo de las asociaciones de dunas (xeroseries) en las costas mediterránea, holandesa y del norte de Portugal*

A. Camarga

(A lo largo de la sucesión: fijación de arena, rápida desalinización de la duna, descalcificación casi inapreciable)

Quercetum ilicis galloprovinciale (Clímax)
↑
Quercetum ilicis pubescentetosum (fragm.)
↑
Phillyro-Jasminetum
↑
Limonietum echioidis }
↑ ↑
Crucianelletum |
↑ |
Ammophiletum arundinaceae
↑
Agropyretum mediterraneum

B. Costa del centro de Holanda

(A lo largo de la sucesión: fijación de arena, rápida desalinización de la duna y descalcificación)

Querco-Betuletum
↑
Quercion pubescentis (fragm.)
↑
Hippophaë-Ligustretum
↑
Tortulo-Phleetum (*Anthylli-Silenetum*)
↑
Elymo-Ammophiletum
↑
Agropyretum boreoatlanticum

C. Costa del norte de Portugal

(Br.-Bl., Pinto da Silva, Rozeira; a lo largo de la sucesión: desalinización rápida de la duna, descalcificación lenta)

Rusco-Quercetum (Clímax)
↑
Ericetum umbellatae pinetosum
↑
Ericetum umbellatae ericetosum
↑
Helichryso-Artemisietum
↑
Ammophilo-Agropyretum ammophiletosum
↑
Ammophilo-Agropyretum agropyretosum

edáficas y fitobióticas hay que destacar las variantes geográficas, determinadas por diferencias locales en la composición florística, y las variantes culturales, desviaciones debidas a la influencia humana.

Los sucesos naturales, como terremotos, inundaciones, ciclones y muchas inferencias humanas, como roturación e incendio, que no conducen a una destrucción total, actúan exclusivamente como contratiempos o inhibiciones (FURRER, 1923).

El desarollo progresivo que sigue puede corresponder a cualquier lugar de la serie completa original. En este caso se trata de una serie parcial que más pronto o más tarde confluirá con la serie completa original, caso de que su desarrollo no sea interrumpido por inferencias antropozoógenas.

Todas las series completas de una región homogénea conducen, con la madurez creciente del suelo, y excluida la influencia humana, hacia la comunidad final (clímax, paraclímax o comunidad permanente).

Ejemplos de series. Desde WARMING (1891) se considera la sucesión en las dunas como un ejemplo clásico de una serie completa no influida por el hombre. Las distintas etapas de desarrollo de la sucesión de las dunas en distintas regiones pueden frecuentemente coordinarse más o menos (véase tabla 78).

El desarrollo de la serie da una curva ascendente. Comienza con etapas iniciales poco exigentes, seguidas por etapas intermedias de mayor organización, que serán sustituidas por etapas permanentes o finales.

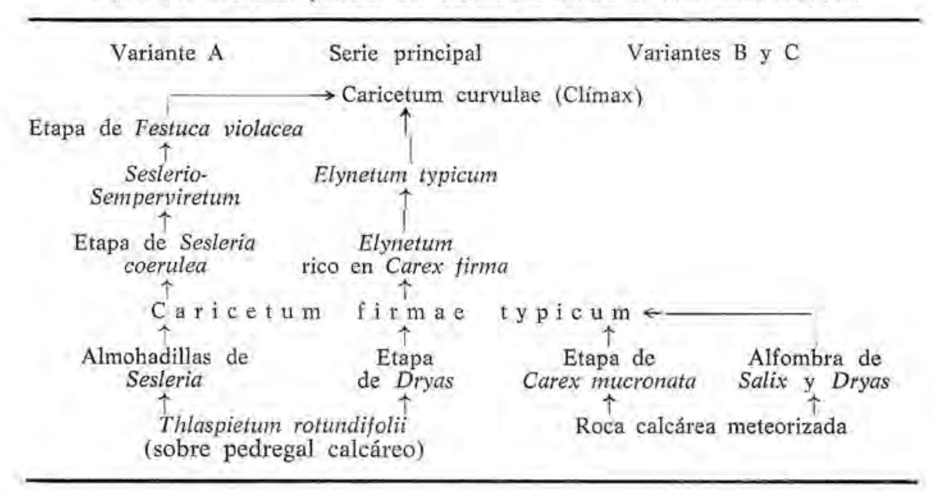
La etapa óptima correspondiente a la producción máxima de materia orgánica no coincide siempre con la etapa final (Fig. 374).

En la tabla 79 se representa una serie de pastizal relativamente sencilla, la serie *Caricetum firmae-Caricetum curvulae* de los Alpes centrales orientales.

Esta serie, correspondiente al desarrollo de la vegetación sobre pedregal calcáreo del piso alpino, puede partir de varias etapas iniciales. Los estadios tempranos con diferenciación florística poco acentuada están a menudo genéticamente relacionados entre sí, lo que se indica en el esquema por flechas horizontales.

Bajo un clima más favorable aumenta el número de las etapas de desarrollo, para alcanzar un máximo en los climas templado cálidos y subtropicales.

TABLA 79. *Serie de pastizal del* Caricetum firmae *al* Caricetum curvulae



Series forestales. Como buen ejemplo de una sucesión forestal daremos la descrita por HORVAT (1962), serie forestal del *Carpinetum orientalis* de las montañas croatas. Expresa tanto la sucesión progresiva hacia la clímax como la regresión antropozoógena. Deben diferenciarse dos series principales y varias variantes de serie. No se señala aquí la etapa inicial de criptógamas.

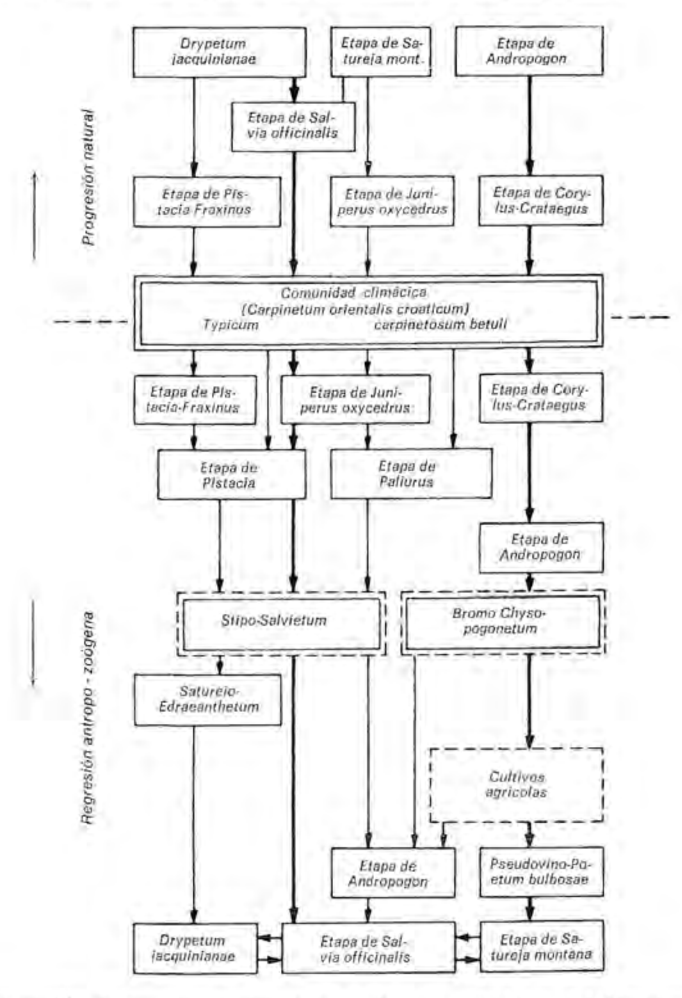


FIG. 384. Desarrollo progresivo y regresivo del bosque climácico del *Carpinetum orientalis croaticum* (según I. HORVAT, 1962).

Denominación de las series. Lo mejor para denominar las series es recurrir a las condiciones determinantes de la vegetación y del hábitat. Se diferencian series de turbera, del pedregal calcáreo, de dunas, de colmatación, de pradera y de bosque, con modificaciones locales o sin ellas (serie liquénica nival, serie de la pluviisilva, etc.).

No obstante, la denominación de la serie puede ir ligada también al nombre de una comunidad especialmente característica del desarrollo o al de la comuni-

dad inicial o final de la serie (serie dunal del *Ammophiletum,* serie parcial del *Agropyretum juncei* y del *Crucianelletum,* serie del *Petasitetum paradoxi* y del *Rhododendro-Vaccinion,* serie completa del *Potamion* y del *Querco-Carpinetum*).

JENNY-LIPS (1930) ha denominado las series evolutivas de los Alpes de Glarus según las etapas iniciales, y según ello distingue una serie del *Oxyrietum digynae* sobre el pedregal silíceo que termina en el *Caricetum curvulae,* y cuatro series sobre el pedregal calcáreo: en el piso montano la serie que parte del *Stipetum calamagrostidis* y termina en el *Fagion;* en el piso subalpino la que va del *Petasitetum paradoxi* al *Piceion,* o al *Rhododendro-Vaccinion* cerca del límite superior del bosque; por encima de dicho límite, sobre el pedregal seco, una serie que se inicia con el *Thlaspietum rotundifolii,* y sobre el pedregal húmedo una segunda serie iniciada con el *Arabidetum coeruleae,* conducentes ambas al *Caricetum curvulae* climácico.

Complejo climácico, sinecosistema. Denominamos complejo climácico el conjunto de todas las series de desarrollo que conducen a una comunidad final climática determinada, y como dominio climácico, el territorio ocupado por un complejo climácico (véase pág. 613, Fig. 369).

Para aclarar estos conceptos, véase el esquema contiguo (Fig. 385).

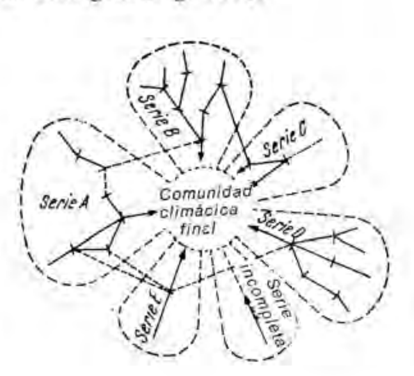


FIG. 385. Complejo climácico, esquematizado (de BR.-BL. y PAVILLARD, 1928).

El área del dominio climácico coincide con la región teóricamente ocupable por la comunidad climácica. Sin embargo, en la realidad los límites del dominio climácico están rara vez claramente definidos. Enclaves de dominios climácicos extraños penetran profundamente en lugares favorables de los dominios climácicos vecinos. En los distritos limítrofes se encuentran mezclas, y la lucha establecida, sólo reconocible por el investigador, favorece unas veces a una comunidad climácica y otras veces a la otra, o a las comunidades genéticamente relacionadas con ellas.

El número de dominios climácicos medioeuropeos no es muy grande. En las montañas es donde se reconocen mejor, porque es donde menos se han tocado y también donde están más diferenciados.

En el sinecosistema se incluyen las comunidades que conducen a la misma clímax, con el mundo animal y con los factores abióticos del medio ambiente.

Los sinecosistemas coinciden con los tipos de paisaje biogeográfica, geomorfológica y climáticamente homogéneos, e indican también una analogía en la historia de la flora en el pasado (véase pág. 95). Es la región delimitada en el espacio a la que mejor se refiere la fidelidad de las especies a las comunidades.

E) Desarrollo de la vegetación y edafogénesis

El desarrollo de la vegetación y la edafogénesis se influyen recíprocamente de un modo constante. Las fuerzas que actúan en la edafogénesis, la desintegración de las rocas, el transporte y el almacenamiento del material fino por la fuerza de la gravedad, el viento y el agua consiguen crear en las primeras fases de la edafogénesis una tierra desnuda virgen: el escenario de la lucha de los organismos y de sus comunidades.



FIG. 386. Etapa inicial de la edafogénesis sobre caliza; curso de la raíz de *Lactuca tenerrima* puesto al descubierto por rotura de la roca (Foto SCHUBERT.)

La edafogénesis se intensifica con la participación de los seres vivos. Las raíces y los órganos de fijación mullen la tierra y las rocas (Fig. 386); el mundo animal trabaja también en el desmenuzamiento de las partículas del suelo. La vegetación actúa además químicamente por la humificación y por la actividad temprana de los bacterios del suelo, hongos y algas.

Al progresar el desarrollo del suelo se va haciendo cada vez más manifiesta la influencia del clima sobre la edafogénesis.

La intensidad de la meteorización bajo la influencia de los organismos y del lavado de las sustancias solubles desciende al aumentar la profundidad, ya que al aumentar el grosor del suelo se va reteniendo cada vez más agua de la filtración. La acumulación de arcilla y sesquióxidos y la formación de los horizontes de enriquecimiento correspondientes cesa cuando ambas sustancias han sido lavadas del horizonte superior o los horizontes de enriquecimiento están totalmente saturados. La producción y la descomposición de las sustancias húmicas se encaminan a un equilibrio, al que corresponde un determinado contenido en humus de la tierra fina y un determinado grosor del horizonte húmico. La agregación se modifica también con el contenido en arcilla y en humus.

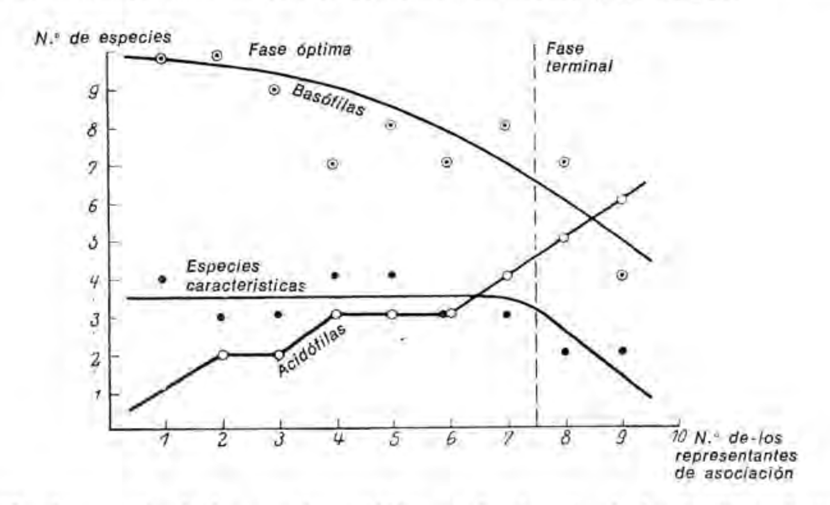


FIG. 387. Incremento de las especies acidófilas y disminución de las basófilas, junto a la curva de las especies características, a lo largo del desarrollo del *Arabidetum coeruleae* de los Alpes. Cada punto o círculo corresponde a un representante de asociación (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

El desarrollo del suelo y de la vegetación han sido intensamente estudiados en el piso alpino y subalpino de los Alpes suizos.

El trabajo en equipo de pedólogos y fitosociólogos se ha mostrado como muy fructífero. R. BACH (1957) da un resumen general de las relaciones entre comunidades vegetales y edafogénesis.

Piso alpino. La producción de humus de la vegetación de pastizal aumenta al disminuir la temperatura y aumentar la humedad. En los países septentrionales y por encima del límite del bosque predomina sobre la descomposición.

Inicialmente los ácidos formados en la humificación se neutralizan sobre los substratos calcáreos. El resultado es un humus mull suave de color negro oscuro y de reacción neutra a débilmente alcalina. Los prados del orden *Seslerietalia* (*Seslerietum bielzii* en el Tatra, *Seslerio-Sempervireturn* y *Caricetum firmae* en los Alpes, *Festucetum scopariae* en los Pirineos), ocupan estos suelos húmicos carbonatados iniciales, ricos en humus, generalmente poco profundos.

Están sometidos a un fuerte lavado por el agua de lluvia y de fusión de la nieve. El calcio y el magnesio se solubilizan y la lixiviación es tanto más completa, cuanto más intensa sea la humificación por nuevos aportes de mantillo,

ácido producido por las plantas fasciculadas (*Elyna myosuroides, Agrostis alpina* y otras especies).

A lo largo de los siglos se forma un suelo húmico carbonatado bastante profundo y poco degradado, cuya rizosfera principal (kA_1) indica ya la acidificación (*p*H 6,8 a 5,5). A éste le corresponde en los Alpes, igual que en los Pirineos, una comunidad de pastizal del *Elynion* (*Elynetum* en los Alpes, *Elyno-Oxytropietum* en los Pirineos). Sin embargo, la lixiviación y la acidificación continúan; se implantan plantas acidófilas del pastizal (Fig. 387, 388).

Un punto de inflexión decisivo en los Alpes está determinado por la aparición de *Carex curvula* ssp. *eucurvula*, y de *Festuca supina* en los Pirineos, plantas fasciculadas acidófilas muy competidoras, que se extienden en cuanto la acidez alcanza un *p*H de 6.

Junto a otras especies acidófilas son excelentes indicadores de la lixiviación del suelo. Ya que la humificación avanza muy lentamente debido a las bajas temperaturas y al largo tiempo que el suelo permanece helado, se acumula poco

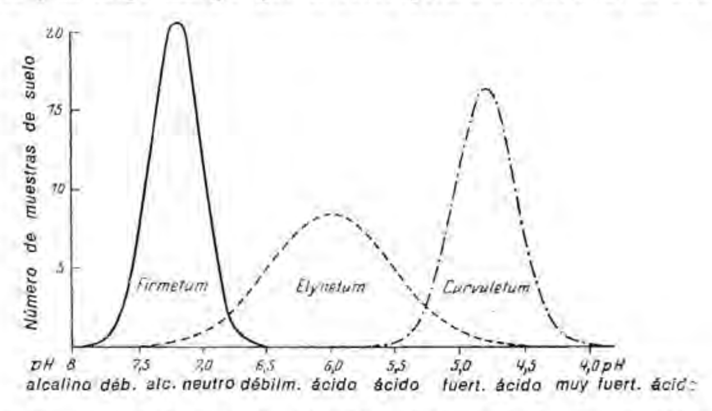


Fig. 388. Modificación de la reacción del suelo a lo largo de la sucesión de la vegetación. *Firmetum* → *Elynetum* → *Curvuletum* (de Br.-Bl. y Jenny, 1926).

a poco un horizonte de humus bruto muy ácido (cubierta de mor), que aísla más o menos las raíces del substrato calcáreo inferior. Las especies exigentes ya no obtienen las bases imprescindibles (véase pág. 663). Van desapareciendo poco a poco, y van siendo sustituidas por especies calcífugas. No son raros los estadios intermedios, edáficamente reconocibles como tales (Fig. 389).

La etapa final del desarrollo de la vegetación sobre substrato calcáreo (*Curvuletum* en los Alpes centrales, *Festuco-Hieracietum pumili* en los Pirineos) corresponde edáficamente a un suelo húmico carbonatado extremadadamente degradado con una rizosfera totalmente lixiviada y un *p*H entre 4,5 y 6.

El curso de este desarrollo es en principio el mismo en todas las montañas de la zona templada. Las comunidades análogas que se sustituyen en los diversos macizos montañosos están florística y ecológicamente íntimamente relacionadas.

Este desarrollo del suelo y de la vegetación debe considerarse como irreversible. Su forma más sencilla sobre un substrato calcáreo está aquí representada gráficamente en la figura 389.

Los lugares donde sobre caliza compacta se alcanza la etapa final del desarrollo de la vegetación y del suelo están, por desgracia, escasamente distribui-

dos en las altas montañas, especialmente cuando predominan mucho las rocas cristalinas, como en los altos Pirineos orientales.

Las morrenas glaciales que alcanzan altitudes elevadas y que están muy expuestas al lavado, la escasez de lugares llanos, los únicos en que puede darse el desarrollo del suelo, sin influencia del agua de ladera, y, por último, el pastoreo generalmente intenso en estos lugares, actúan dificultando la observación sobre substratos calcáreos.

Así, tan sólo una casualidad afortunada puede conducir a descubrir superficies ilustrativas de pastizal, en las que se den las influencias inhibidoras y transformadoras.

Una localidad de este tipo se encuentra en los Pirineos orientales entre Camp-ras y el Pic de la Truna, a 2480 m, esto es, por encima del límite local de las morrenas de la época glacial. La asociación climácica acidófila típica, el

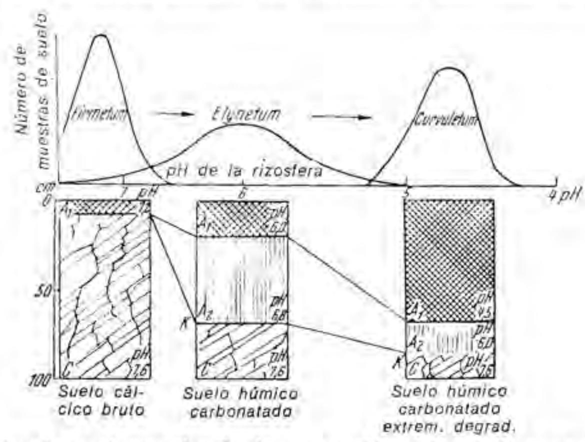


FIG. 389. Edafogénesis y desarrollo de la vegetación sobre caliza en la alta montaña, esquematizada (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

Festuco-Hieracietum pumili, se ha implantado aquí en medio de la región calcárea (caliza devónica, compuesta por CO_3Ca en un 81%). En la pequeña isla climácica han desaparecido las especies basófilas del pastizal neutrobasófilo del *Elyno-Oxytropietum,* que está a su alrededor.

El perfil del suelo correspondiente, de 60 cm de profundidad, está descalcificado en la rizosfera, y tiene un *p*H de 6,2 (véase BR.-BL., 1948, pág. 170).

Este hecho demuestra que tanto en los Alpes como en el piso alpino de los Pirineos puede instalarse una asociación climácica acidófila como etapa final, incluso sobre un suelo húmico carbonatado sobre caliza compacta en proceso adelantado de edafogénesis.

En terreno silíceo, donde la edafogénesis transcurre con mucha mayor velocidad, y que fundamentalmente se basa en la acumulación de humus sobre el substrato de pedregal, el proceso conduce al suelo silíceo húmico alpino, al que corresponden las siguientes asociaciones como comunidades climácicas:

Pirineos orientales:	*Festuco-Hieracietum pumili*
Alpes:	*Caricetum curvulae*
Tatra:	*Trifidi-Distichetum*
Cárpatos orientales:	*Trifidi-Curvuletum*
Rila Planina:	Asociación de *Carex curvula* y *Festuca riloënsis*

Piso subalpino. El clima frío y húmedo que se da a la sombra del bosque y la elevada producción de humus que realizan los estratos exuberantes de musgos y de matorral favorecen la acumulación por filtración, de modo que bajo condiciones favorables sobre silicatos puede alcanzarse en pocos siglos la etapa final de la edafogénesis característica del piso subalpino de los Alpes, el podsol.

A este suelo climácico le corresponde, como etapa final del desarrollo de la vegetación, la landa de rododendro y arándano, el *Rhododendro-Vaccinietum,* con o sin *Pinus cembra* y *Pinus mugo,* en las cordilleras centrales de los Alpes, y el bosque subalpino de picea (*Piceetum subalpinum, Piceetum transalpinum*) en las cordilleras septentrionales y meridionales.

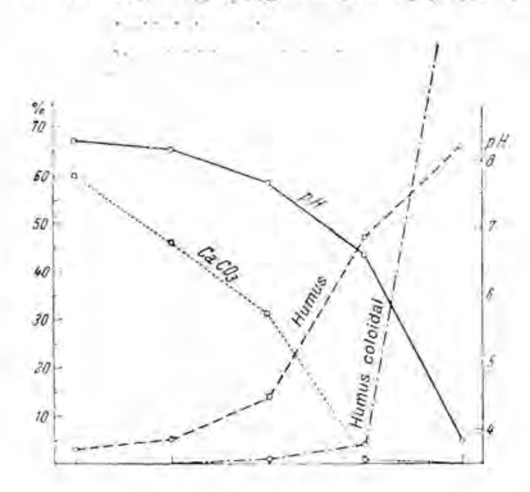


FIG. 390. Variación de algunos factores edáficos a lo largo de la edafogénesis en el glaciar Hüfig (según LÜDI, 1934).

Los estadios iniciales de la maduración del suelo se caracterizan por una modificación progresiva rápida del *p*H y del contenido en carbonatos y humus, tal como lo expresa la representación gráfica adjunta del glaciar Hüfi (Uri) (Fig. 390). La disolución y lavado de los carbonatos presentes termina rápidamente; más lentamente se da la formación del humus mor adsortivamente insaturado. Sobre una vieja elevación se ha completado la acidificación y el *Piceetum subalpinum* reina aquí como vegetación climácica.

En la región seca de los Dolomitas de la baja Engadina, donde la formación de la vegetación y la edafogénesis han sido estudiadas con más detalle, el curso del desarrollo es del siguiente modo (véase BR.-BL., PALLMANN, BACH, l. c.).

Desarrollo de la vegetación y del suelo sobre pedregal calizo en la baja Engadina. 1. La comunidad de partida sobre pedregales y gravas calcáreas o dolomíticas en el piso subalpino es el *Petasietetum paradoxi* con numerosos pioneros de suelos brutos, como *Hieracium staticifolium, Saxifraga caesia,* etc., que soportan los acúmulos de pedregal y también la frecuente inundación por los torrentes. El suelo, un suelo bruto pedregoso carbonatado, sin ninguna estratificación en el perfil, con un contenido muy alto en carbonatos (*p*H 7,5 a 8,3) permanece casi sin vegetación, si se excluyen algunos líquenes crustáceos.

2. Como segunda etapa sigue la de *Dryas octopetala* (Fig. 391). Las alfombras de *Dryas octopetala* se extienden en cuanto se estabiliza el pedregal. Entre

medio, en pequeñas hondonadas con más tierra fina, los musgos *Tortella inclinata* y *Ditrichum flexicaule,* junto a algunos líquenes (especialmente *Cladonia symphycarpia* y *Cl. pyxidata*) forman pequeñas almohadillas (variante de la etapa de *Dryas*). En estos lugares es donde se inicia la diferenciación del perfil. El contenido en carbonatos es todavía muy alto; las hojas de *Dryas* en descomposición tienen un *p*H de 7,3 a 7,4; la tierra fina arenosa tiene una reacción fuertemente alcalina. La implantación del pastizal es rápida en el pedregal rico en tierra fina; sobre un pedregal grosero se alcanza la tercera etapa al cabo de unos cincuenta años.



FIG. 391. Segunda y tercera etapa del desarrollo de la vegetación sobre suelo carbonatado bruto en Buffalora, 1980 m, Parque Nacional Suizo. En las espalderas de *Dryas* sobre suelo bruto crece *Pinus mugo.* (Foto Excurs. BR.-BL.)

3. El tercer estadio de las terrazas más altas de los torrentes, de unos cincuenta a cien años de edad, se caracteriza por pinos negros jóvenes (*Pinus mugo*), que ya empezaban a germinar en parte en la segunda etapa. Cada pino negro aislado se constituye en un pequeño centro de acumulación de humus, donde aparece *Sesleria coerulea,* pero especialmente *Carex humilis,* y se extiende a costa de *Dryas octopetala.* Los fascículos de estas plantas se reúnen rápidamente para formar un pastizal. Bajo la influencia de la baja vegetación, cada vez más compacta, se acumula primero un horizonte de mull de pequeña profundidad. Este conduce al suelo húmico carbonatado poco desarrollado.

Esta etapa inicial del bosque de pino negro y *Erica,* rico en *Carex humilis* (*Mugo-Ericetum caricetosum humilis*) dura de cincuenta a ciento cincuenta años.

4. El crecimiento y aumento de la densidad de *Pinus mugo* va unido a un cambio de especies. Los pioneros del suelo bruto, que necesitan luz, desaparecen poco a poco. *Dryas octopetala, Globularia cordifolia,* entre otras, pierden vitalidad, mientras que *Carex humilis* prospera intensamente, y junto con *Erica carnea* gana cada vez más terreno.

El perfil del suelo está mejor diferenciado, no es tan poco profundo (kA_0 y $kA_1 = 10$ cm), y es menos alcalino. Es cierto que a este suelo húmico carbonatado de espesor medio le faltan todavía todos los indicadores acidófilos, aunque los hilocomios (*Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus*) empiezan a expandirse (Fig. 392).

El *Mugo-Ericetum caricetosum humilis* en estado óptimo se ha instaurado al cabo de un tiempo de desarrollo de unos ciento cincuenta a trescientos años. Si se tala *Pinus mugo* se iniciará una regresión hacia estadios anteriores del desarrollo.



FIG. 392. Cuarta etapa del desarrollo de la vegetación sobre suelo carbonatado bruto en Buffalora, 1980 m, Parque Nacional Suizo. *Erica carnea* y los hilocomios se implantan bajo los pies en crecimiento de *Pinus mugo*. (Foto BR.-BL.)

5. En la quinta etapa del desarrollo aparecen primero como indicadores infalibles del inicio de la acidificación *Homogyne alpina, Luzula sieberi* y *Vaccinium myrtillus*. *Erica carnea* y los hilocomios van ahogando las *Carex humilis* fasciculadas y tonsuradas. La precipitación abundante (más de 1000 mm) favorece el lavado de los componentes fácilmente solubles del suelo; los horizontes superiores del mismo se van acidificando claramente (*p*H 6,9 a 6,3). El perfil del suelo, un suelo húmico carbonatado de profundidad media con una cubierta de humus bruto neutro tiene una edad de trescientos a quinientos años en su óptimo.

6. Sobre las terrazas algo más viejas y de situación más elevada (quinientos a mil años) ha progresado aún algo más la acumulación de humus bruto y la acidificación. Sobre un suelo húmico carbonatado medianamente profundo se desarrolla aquí *Empetrum hermaphroditum, Deschampsia flexuosa, Gentiana kochiana* y *Vaccinium uliginosum,* entre otras especies marcadamente acidófilas.

TABLA 80. *Desarrollo de la vegetación (cronosecuencia) sobre terrazas fluviales ricas en cal en el Ofenpass, entre 1800 y 2000 m* (BR.-BL., H. PALLMANN, R. BACH)

Edad de la terraza	Perfil del suelo	Etapa de la sucesión
Terraza de pedregal postglacial más antigua (más de 1000 años)	Suelo húmico carbonatado forestal subalpino, podsolizado con mor muy abundante ↑	6.ª etapa: *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum* ↑
Terrazas antiguas (500 a 1000 años)	Suelo húmico carbonatado, forestal subalpino, débilmente podsolizado, con mor abundante o muy abundante ↑	5.ª etapa *Rhododendro-Vaccinietum mugetosum* ↑
Quinta terraza (unos 500 años)	Suelo húmico carbonatado, forestal subalpino, empardecido, con mor medianamente abundante a muy abundante ↑	4.ª etapa: *Mugo-Ericetum hylocomietosum* ↑
Terrazas tercera y cuarta (de 100 a 300 años)	Suelo húmico carbonatado subalpino, empardecido, con mor poco abundante ↑	3.ª etapa: *Mugo-Ericetum caricetosum humilis* ↑
Segunda terraza, de 10 a 50 años (en raras ocasiones inundada por el agua)	Suelo húmico carbonatado subalpino inicial ↑	2.ª etapa: Espaldera de *Dryas octopetala* ↑
Terraza más reciente (la más joven), de 5 a 10 años (todavía actualmente inundada con frecuencia)	Pedregal calcáreo (suelo dolomítico, esquelético, bruto) (*p*H de 7,5 a 8,3; 20 a 50% de CO_3Ca)	1.ª etapa: *Petasietum paradoxi* ± fragmentario, con pioneros de los suelos calcáreos brutos

El cembro (*Pinus cembra*) encuentra también condiciones favorables de germinación en el *Mugo-Ericetum hylocomietosum*. El cascanueces (*Nucifraga caryocatactes*) asegura su diseminación; se sitúa en la copa del pino negro con la piña del cembro y al tratar de abrirla, deja caer semillas o incluso piñas enteras en los musgos, lugar de germinación. De este modo, no es raro que pinos negros viejos de esta subasociación estén rodeados por una corona de cembros jóvenes en crecimiento.

La protección del pino negro es importante para el cembro, ya que impide o dificulta el barrido de los pequeños cembros por parte del ciervo, que prefiere al cembro joven en lugar del pino negro de corteza dura. La población de *Pinus mugo* se transforma en el transcurso de los siglos en un bosque de *Pinus cembra;* el *Mugo-Ericetum hylocomietosum* se ha desarrollado hasta el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*, etapa final del desarrollo de la vegetación en la región (Fig. 364).

La etapa climácica, el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum* ocupa las terrazas más viejas de la región, en parte fluvioglaciales, cuya edad puede estimarse en los dos mil años.

El perfil del suelo es más joven que la fase de Daun de la última glaciación alpina. Sobre un substrato puramente de carbonato (*p*H 7,7) corresponde al

suelo húmico carbonatado forestal de profundidad media, con una gruesa capa de mor superpuesto (*p*H 4,0 a 4,2), y sobre un substrato mixto de carbonatos y silicatos corresponde al podsol férrico medianamente desarrollado.

La figura 393 aclara el curso del desarrollo del suelo y la vegetación sobre un substrato calcáreo y silíceo.

Sobre las pizarras calcáreas fácilmente meteorizables no es raro encontrar perfiles de podsol férrico en el bosque climácico de cembro, mientras que parecen faltar sobre la roca caliza compacta y granulosa; al parecer aquí no se da ninguna podsolización, en cambio, a consecuencia del exuberante crecimiento del estrato muscinal, de los arbustos enanos y de la caída de las agujas de pino se producen acumulaciones de humus hasta de 1 m de espesor. El horizonte mull que reposa sobre la roca hacia arriba se vuelve cada vez más humoide y corpuscular, hasta pasar a un humus mor superpuesto intensamente ácido (*p*H 4,5 a 5), que aísla del substrato calcáreo y es suficiente para permitir el desarrollo de la etapa final climática del desarrollo de la vegetación, el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*, en una variante casi igual a la que aparece sobre el podsol, incluso sobre caliza compacta. En el Jura occidental francés, a 1500 m s.m., se ha reconocido una sucesión de curso muy semejante, que parte del suelo calcáreo bruto y termina en el *Rhododendro-Vaccinietum mugetosum*. El perfil del humus mor superpuesto correspondiente dio los siguientes valores de acidez: A_0 (5 cm), *p*H 3,8; A_1 (30 cm), *p*H 3,5; A_1'' (70 cm), *p*H 4,1; C=caliza jurásica compacta y granulada.

Desarrollo de la vegetación sobre morrenas silíceas. El desarrollo sobre un substrato pobre en cal transcurre con mayor rapidez que sobre caliza. Conduce, sin embargo, a la misma meta.

Resulta tentador comparar la sucesión en los grandes glaciares alpinos con el rápido desarrollo que describen W. S. Cooper (1923, 1931) y posteriormente Crocker y Major (1955) y Crocker y Dickson (1927) del borde de los glaciares subárticos de Alaska (Fig. 348, pág. 587).

1. El punto de partida sobre suelos brutos silicatados es en ambas regiones de la tierra, tan distantes, una etapa pionera de *Epilobium*.

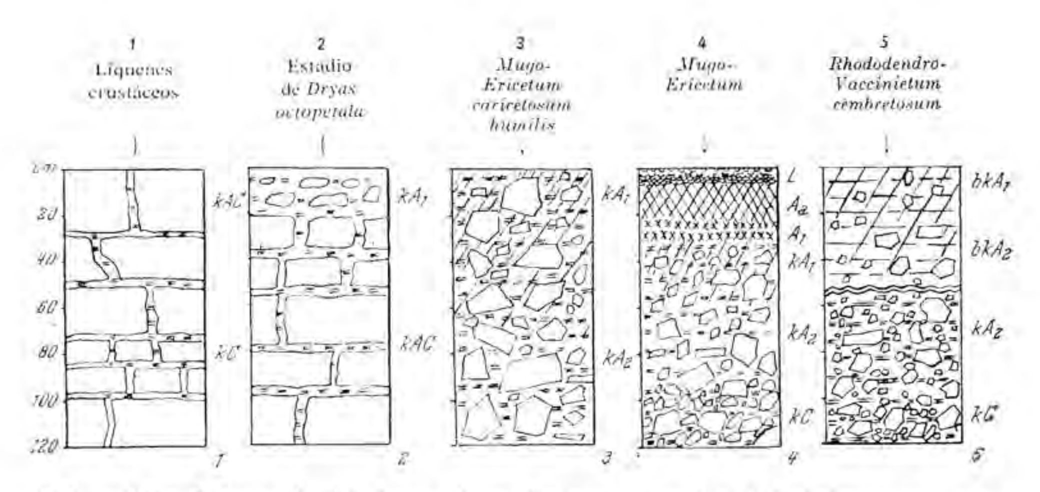
En la Glacier Bay en Alaska (58° a 59° latitud Norte), a pocos metros sobre el nivel del mar, es una etapa de *Epilobium latifolium*.

En el glaciar de Morteratsch en los Alpes, de 1800 a 1900 m, es la etapa de *Epilobium fleischeri*.

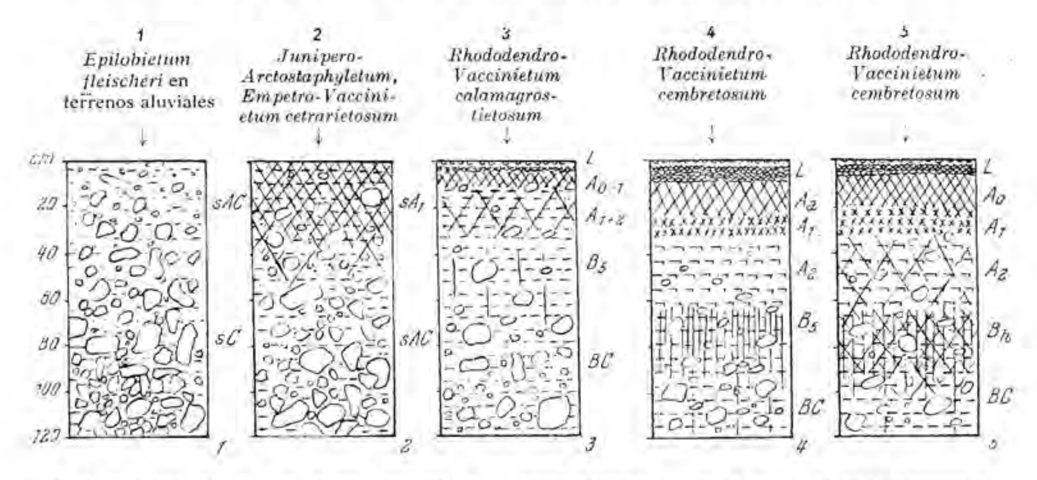
Ambas especies, pertenecientes al subgénero *Chamaenerium*, son ecológicamente próximas.

Tabla 81. *Cronosecuencia de comunidades vegetales y suelos sobre el pedregal silíceo en el piso subalpino del Parque Nacional Suizo, solana* (Br.-Bl., Pallmann y Bach, 1954)

Comunidad vegetal	*Galeopsi-Rumicetum scutati*	*Junipero-Arctostaphyletum*	*Rhododendro-Vaccinietum calamagrostietosum*	*Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*
Suelo	Suelo silíceo inicial con mull	Suelo silíceo poco desarrollado con mor	Podsol férrico poco desarrollado	Podsol férrico con desarrollo medio a elevado
Edad	——— creciente ———→			



Serie genética de los suelos húmicos carbonatados y su vegetación. *1* Suelo-bruto - roca carbonatada en bloques, *2* suelo húmico carbonatado poco desarrollado, pedregoso, *3* suelo húmico carbonatado totalmente desarrollado de esqueleto grosero, *4* suelo húmico carbonatado con mor, *5* suelo húmico carbonatado muy empardecido.



Serie genética del podsol y su vegetación. *1* Suelo silíceo bruto, *2* suelo húmico silicatado, 3 podsol poco desarrollado, 4 podsol férrico normal, 5 podsol húmico normal.

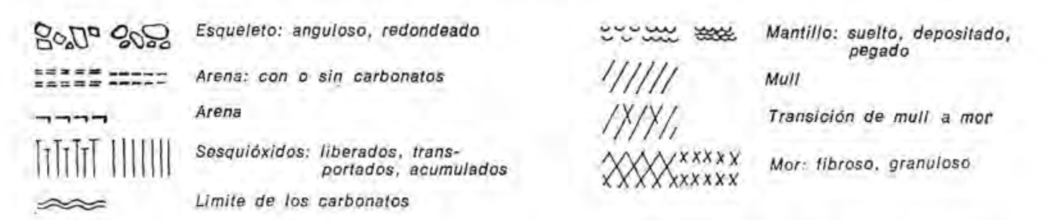


FIG. 393. Curso del desarrollo del suelo y de la vegetación sobre roca carbonatada y suelo silíceo bruto en el piso subalpino del Parque Nacional Suizo (de BR.-BL., PALLMANN y BACH, 1954).

2. El musgo cespitoso *Rhacomitrium canescens* juega un papel importante en la fijación del pedregal fino, tanto en Alaska como en el Bernina.

Esta primera cobertura tiene una edad de veinte a treinta años en el Morteratsch. En ambas regiones, *Epilobium* se retrae rápidamente y desaparece en el estadio de *Rhacomitrium*. El musgo es reducido en parte por *Dryas drummondi* en Alaska; la especie correspondiente calcífila paralela en los Alpes, *Dryas octopetala*, está ausente en el terreno silíceo del glaciar de Morteratsch.



FIG. 394. Poblamiento creciente por el prado y el bosque de morrenas glaciares recientes en el glaciar de Palü. (Foto SCHAAF, Excurs. S.I.G.M.A.)

3. Como tercera etapa de desarrollo sigue un matorral de sauces, entre los que aparece *Salix glauca,* tanto en el Bernina como en la Glacier Bay. Pero además en Alaska se dan: *Salix arctica, S. alexensis, S. barclayi, S. commutata, S. stolonifera* y *S. sitchensis,* y en el borde del glaciar de Morteratsch: *Salix arbuscula, S. nigricans* var. *alpicola, S. appendiculata* y más tarde *S. caesia,* aunque aquí los sauces sufren bajo el intenso pastoreo, que desvía el curso natural del desarrollo hacia un *Nardetum* rico en *Festuca rubra* (sucesión alterada, véase pág. 615).

4. En la ladera del Morteratsch, *Alnus viridis* forma poblaciones que pueden equipararse a la etapa de *Alnus tenuifolia* y *Populus trichocarpa* de la Glacier Bay.

5. Ya en la etapa de los sauces, pero aún más en la de *Alnus*, hay esparcidas algunas coníferas aisladas. *Larix decidua* y *Pinus cembra* en el Bernina, y *Picea sitchensis* y especies de *Tsuga* en la Glacier Bay. Si el desarrollo posterior no es alterado, dominará ya al cabo de uno a dos siglos la comunidad climática final, el bosque de cembro y alerce con rododendro en los Alpes (figura 394), y el bosque de *Picea sitchensis* y *Tsuga* en Alaska.

COOPER no da ningún dato acerca del desarrollo del suelo, paralelo a la sucesión vegetal, pero CROCKER y MAJOR y también CROCKER y DICKSON (l. c.) dan algunos detalles.

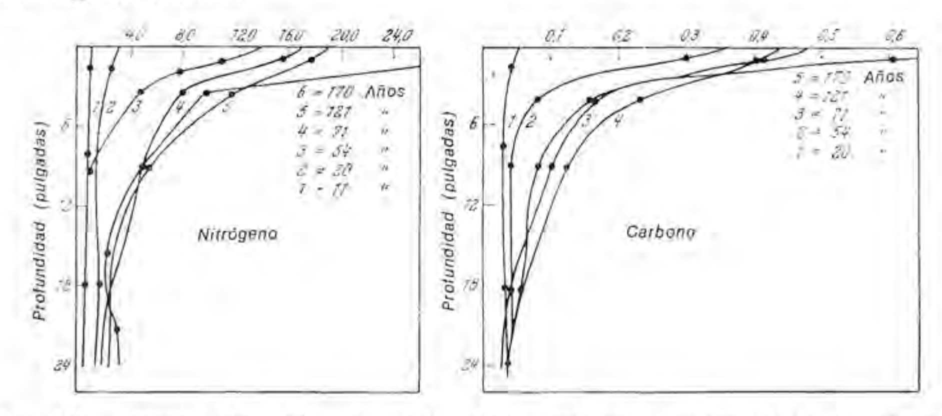


FIG. 395. Aumento del nitrógeno y del carbono orgánico a lo largo de la edafogénesis sobre morrenas del glaciar de Mendenhall en Alaska (de CROCKER y DICKSON, 1957, pág. 178).

CROCKER y MAJOR (1955) establecieron que el suelo frente al glaciar en regresión entre el décimo año y el quincuagésimo presenta un incremento casi lineal en el nitrógeno y el carbono orgánico. El contenido en carbonatos bajó de 4 a 0,2% en los primeros dieciséis años y luego más lentamente; durante el mismo tiempo, el *p*H bajó desde más de 8 hasta 6,5 y luego a 5.

En el glaciar de Mendenhall el *p*H del estrato superior del suelo bajó aproximadamente de 7 a 4,2 a lo largo de ciento cincuenta años.

El contenido en carbono y en nitrógeno aumenta con el tiempo en los horizontes superiores hasta unos 40 cm de profundidad, y a 50 cm aún es perceptible (Fig. 395).

En el glaciar de Morteratsch las morrenas finales de apenas ciento cincuenta años están ya cubiertas por el *Rhododendro-Vaccinietum cembretosum*, implantado sobre un perfil bien desarrollado de podsol férrico, con el horizonte A_2 empalidecido, de hasta 20 cm de profundidad. La edad de los distintos estadios de desarrollo puede leerse aquí en las señales del retroceso del glaciar fijado desde hace casi cien años. A principios del siglo XIX, cuando el glaciar de Morteratsch estaba avanzando de un modo alarmantemente intenso, tuvo que iniciarse en sus cercanías la evacuación de Alp Nova (G. SARATZ). Esta Alp se encuentra actualmente a más de 1,5 km del final del glaciar.

Para que en el norte de Suecia se forme un podsol con un depósito de humus bruto de 10 cm de grueso, un horizonte A_2 de 10 cm y un horizonte B_s

de 25 a 50 cm son necesarios de mil a mil quinientos años, después los horizontes casi no se vuelven ya más profundos (TAMM, 1920).

Desarrollo paralelo sobre suelos análogos. El *Rhododendro-Vaccinietum* puede constituirse como asociación climácica de los Alpes centrales sobre los suelos más distintos, que pueden incluso pertenecer a distintas series genéticas de suelos. No obstante, todos estos suelos tienen ciertas características comunes, que son de importancia decisiva para la vegetación; son suelos análogos en el sentido de PALLMANN.

Tipos de suelos análogos importantes con *Rhododendro-Vaccinietum* son, además de las distintas variantes del podsol maduro, una variante carbonatada del podsol férrico medianamente desarrollado sobre grava carbonatada (véase página 364), y el suelo húmico carbonatado extremadamente degradado (véase Fig. 396). Todos estos perfiles tienen común la porción biógena del perfil, en la que arraigan las ericáceas, el horizonte fuertemente ácido de humus mor.

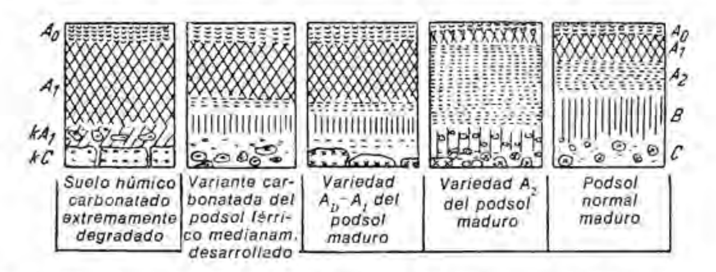


FIG. 396. Suelos análogos del bosque del *Rhododendro-Vaccinietum* (principalmente según PALLMANN).

Pirineos. Algo al sur de los Alpes, en el piso subalpino de los Pirineos orientales (los occidentales casi no han sido investigados en este sentido), ya no se encuentran los perfiles de tierra empalidecidos, a pesar de que allí se da también una asociación de arbustos enanos, dominada por *Rhododendron ferrugineum* y arándanos, con *Pinus mugo* (*Saxifrago-Rhodoretum*), que constituye la etapa final del desarrollo de la vegetación. La humedad es menor, y ya no parece suficiente para la podsolización. Incluso en el caso más favorable, sobre un pedregal silíceo de morrena, la maduración del suelo no conduce más que a la tierra parda podsólica.

Europa atlántica. El curso de la evolución del suelo y de la vegetación en la Europa fría septentrional y en la fresca y húmeda occidental se desarrolla de un modo semejante al del piso subalpino de los Alpes. La acidificación del suelo climáticamente determinada ocupa aquí también un primer lugar entre las influencias determinantes del carácter del suelo.

SALISBURY indicó ya en 1925 que los suelos inalterados «in this latitude became more and more acid». El ve una prueba de ello en la progresiva acidificación de los suelos cálcicos de las dunas, que comporta la desaparición de las especies basófilas (Fig. 397).

Desde entonces se ha comprobado muchas veces esta acidificación del suelo en Europa occidental y septentrional. GODWIN y TURNER (1933) han estudiado con más detalle la transformación de los suelos básicos de turbera en ácidos, y

las sucesiones de la vegetación paralelas a las modificaciones del *p*H en los Norfolk Broads.

El *Scirpo-Phragmitetum* en el límite externo de la turbera crece a un *p*H de 7,2 a 7,3 del agua edáfica, y la turbera baja limítrofe con *Carex* y *Juncus* a *p*H 7. Las zonas de la turbera más adentradas en la tierra, ya con bosques, interpretadas como etapas de la sucesión, muestran un agua edáfica cada vez más ácida (*p*H 6,1, 5,4, 5,2). En los lugares donde ya se habían implantado esfagnos, el *p*H bajó a 4,9, y en las acumulaciones de *Sphagnum,* a 4,2.

No obstante, la formación de turba húmeda y su colonización por especies acidófilas sobre una turbera inicialmente básica sólo es posible bajo un clima húmedo. Nosotros la hemos observado en gran escala en Irlanda, donde conduce, por ejemplo, de la extensa turbera calcárea de *Cladium,* en los alrededores de Tullamore, a través del *Schoenetum nigricantis,* hasta una población de *Molinia,* entremezclada con *Calluna, Erica tetralix, Carex fusca* y *Agrostis canina,* entre otras especies acidófilas.

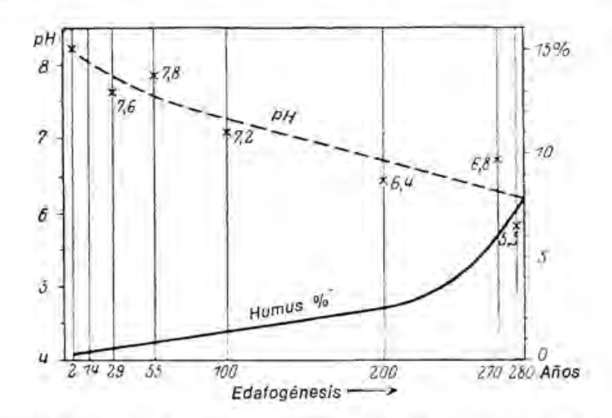


FIG. 397. Enriquecimiento en humus y acidificación de antiguos suelos dunales junto a Southport a lo largo de trescientos años (según SALISBURY).

Los suelos brutos de reacción básica sólo tienen carácter estable bajo un clima fresco y húmedo cuando el suministro de agua rica en cal, la solifluxión, la erosión o la actividad humana se oponen a la progresión de la edafogénesis. Si se excluyen estas causas inhibidoras, la edafogénesis y el desarrollo de la vegetación continúan en el sentido de la acidificación, y conducen al *Blechno-Quercetum* (Fig. 398).

Especialmente a R. TÜXEN y a su escuela les debemos profundos estudios acerca de la maduración del suelo y el desarrollo de la vegetación en el NW de Alemania. LEMÉE ha tenido en cuenta estas relaciones en sus investigaciones acerca de la vegetación en la Perche (1937) en el NW de Francia.

Si el suelo de partida ya es pobre en bases, la acidificación es poco manifiesta; pero si es rico en bases, habrá una rápida y fuerte acidificación que sobre el mismo substrato conduce del *Festucetum duriusculae* (*p*H 7,6 a 7,9), a través del *Querco-Carpinetum* y el *Querco-Fagetum,* hasta el *Quercetum roboris ilicetosum* (*p*H 3,3 a 4,4).

Cuanto más permeable y más avenado sea el suelo, más rápida es la podso-

lización; sobre un substrato arenoso plano se forma un horizonte húmico iluvial, que tiende a endurecerse en un horizonte concrecionado (Ortstein, Alios).

La formación de ortstein determinada por el intenso lavado de los horizontes superiores sólo se encuentra, sin embargo, en las landas antropozoógenas de *Calluna* y *Erica,* hecho indicado ya por TÜXEN en 1939.

DUCHAUFOUR (1960) da una visión compendiada del desarrollo del suelo y de la vegetación en la Francia occidental atlántica (véase Fig. en pág. 446).

La degradación del suelo fuertemente influida por el hombre se caracteriza por la presencia de tres horizontes de acumulación, B_1, B_2, B_3, que pueden explicarse por las características del clima atlántico. El substrato del suelo, un silicato



FIG. 398. *Blechno-Quercetum* con *Quercus petraea, Hedera, Ilex,* etc., en el Lough Cullin, (Foto FIRBAS, I.P.E.)

permeable, favorece la podsolización enérgica. El B_3, rico en arcilla y hierro, es compacto y está pseudogleificado, esto es, muestra fenómenos de reducción como consecuencia de un avenamiento inhibido.

La vegetación correspondiente sobre un podsol es un bosque planifolio empobrecido (el *Querco-Betuletum*); si la lixiviación del suelo es más intensa, será un bosque de coníferas con una landa de ericáceas y *Ulex.*

En Portugal, donde las landas de *Erica* y *Ulex,* con *Pinus pinaster,* alcanzan una gran extensión, en especial sobre granito, la lixiviación del suelo no llega al podsol, pero a veces llega a formarse pseudogley, que apelmaza el suelo y dificulta la formación de raíces; sin embargo, *Pinus pinaster* puede mantenerse por todas partes en la landa del *Ericion umbellatae,* aunque sea raquítico en algunos lugares. La landa de *Erica* y *Ulex* desarbolada se limita a una estrecha banda en el lindero interior de dunas, donde el viento del mar impide el crecimiento de los árboles.

También en el SW de Irlanda, templado y húmedo, la podsolización se alcanza sólo localmente.

Hemos visto perfiles típicos de podsol férrico, con el horizonte de tierra pálida, bajo un robledal (*Blechno-Quercetum*) en el Lough Cullin (Fig. 398). Este *Blechno-Quercetum* se detiene a 300 m s.m., y deja las altitudes superiores a la landa de *Erica cinerea, Calluna* y *Juncus squarrosus,* climácica sobre suelos húmicos gleificados saturados de agua y con lavado de sesquióxidos, pero sin horizontes de tierra empalidecida (Fig. 399).

Países subtropicales. Naturalmente, en las regiones subtropicales semiáridas no puede hablarse de acidificación del suelo ni de sucesión de la vegetación por ella determinada.



FIG. 399. Landa climácica (población de *Calluna, Erica cinerea* y *Juncus squarrosus*) por encima del límite del bosque en el Ben Bulben 450 a 550 m, Irlanda occidental, sobre caliza compacta. (Foto FIRBAS, I.P.E.)

Incluso arenas totalmente carentes de carbonatos en el bosque de alcornoques de La Mamora (Marruecos) tienen una reacción neutra a débilmente alcalina (*p*H de 7 a 7,2).

La podsolización no puede darse en grandes zonas de la región mediterránea con verano seco y otoño lluvioso. Actualmente no hay lavado, o es muy pequeño, sobre la roca carbonatada.

La etapa final del desarrollo de la vegetación son los bosques esclerofilos, *Quercion ilicis* en la parte norte y en las tierras altas (Fig. 400) y *Oleo-Ceratonion* más al sur. En los niveles subalpinos del Líbano y de las montañas norteafricanas domina como clímax el bosque de cedros (Fig. 401).

En BR.-BL. (1936) y BLANCK, BR.-BL. y HENKESHOVEN (1934) o EMBERGER (1939), pueden verse más detalles sobre la cuestión.

La asociación descrita por SUZUKI y HATIYA (1951), el bosque esclerofilo de *Quercus phillyroides* y *Pittosporum tobira,* es la asociación climácica en el Japón meridional, aproximadamente a la misma latitud, pero separada por dos océanos.

Ecológicamente se diferencia también considerablemente del *Quercetum ilicis* mediterráneo. La ausencia de una época seca estival, la mayor temperatura y precipitación, que alcanza los 1500 mm, actúan sobre la composición de las formas vitales (véase también HUTAMURA e IHARA, 1959). Las condiciones edáficas deben ser también bastante distintas de las mediterráneas.

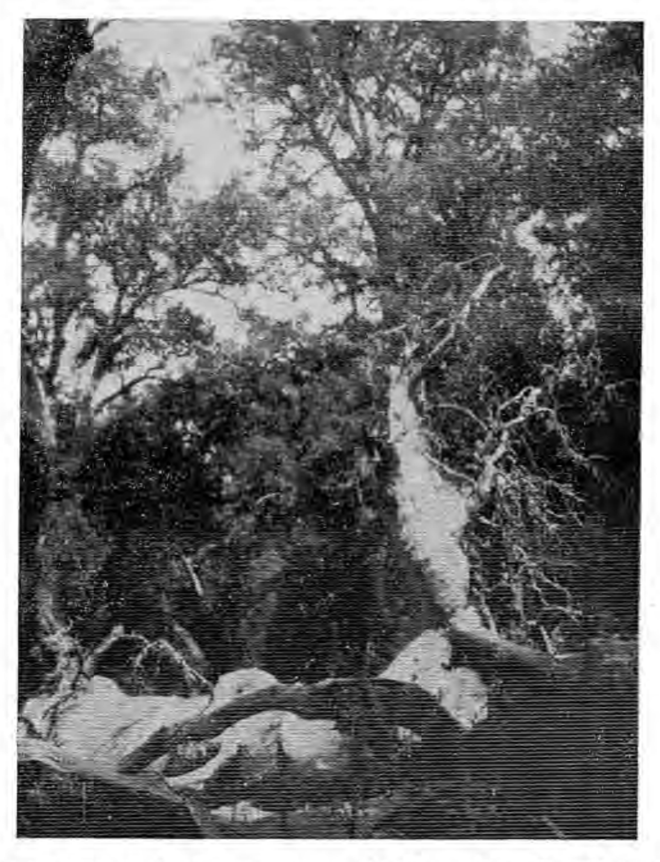


FIG. 400. Bosque climácico de *Quercus ilex* en el Atlas medio. (Foto NORDHAGEN y BR.-BL.)

Regiones áridas. La fuerte evaporación en las regiones esteparias áridas favorece la acumulación de los componentes solubles del suelo en los horizontes superiores. La edafogénesis está fuertemente inhibida por la falta de agua. La meteorización química es extraordinariamente lenta, y el equilibrio de la humificación se alcanza cuando el contenido en materia orgánica de la tierra fina es muy bajo y cuando el horizonte húmico es muy poco profundo. El lavado es poco intenso y concierne exclusivamente al horizonte superior del suelo. La aridez de la atmósfera determina el ascenso capilar del agua freática cuando ésta se halle cerca de la superficie, y por ello los suelos son salados. No obstante, no pueden considerarse como climácicos estos suelos salados ni su vegetación (véase página 369).

El suministro de agua es decisivo para la cubierta vegetal; ésta se aclara, y una sequedad extrema dificulta el crecimiento de los árboles. Como comunidades climácicas dominan las estepas abiertas de árboles enanos, de arbustos, de plantas leñosas espinosas, o de gramíneas xerofíticas (Fig. 403).

La población clara de *Juniperus thurifera* penetra como vegetación climácica en la región esteparia de la cuenca del Ebro, y el matorral de *Zizyphus lotus* del norte de Africa se adelanta al máximo hacia la región seca desarbolada.

Estas comunidades finales climáticas son poco exigentes respecto a la composición física y química del suelo, aunque necesitan, sin embargo, una precipitación anual de 300 a 400 mm.

La comunidad final que sigue en el norte de Africa, más allá de dichas isohietas y en dirección hacia el desierto, es la estepa de atocha (*Stipion tenacissi-*



FIG. 401. Bosque climácico de *Cedrus atlantica* junto a Kissarit, Atlas medio, 1800 m. (Foto E. HESS, Excurs. BR.-BL.)

mae). El suministro de agua es insuficiente, y la edafogénesis está inhibida. Sobre extensas áreas con un substrato carbonatado se forma en el suelo una costra compacta que permite aún la existencia de la estepa de atocha, pero excluye los arbustos de raíces profundas (Fig. 402).

Si la precipitación queda por debajo de los 200 a 300 m ya no se lavarán totalmente ni siquiera las sales de Na y K. Una comunidad de matorral de quenopodiáceas, más ralo y débilmente halófilo, con *Anabasis articulata, Haloxylon articulatum* y de anuales, cubre enormes trechos como comunidad final climáticamente determinada (Fig. 383).

En las regiones áridas del interior de Asia reinan comunidades florísticamente semejantes; las suculentas están muy poco representadas. Por el contrario, las comunidades de plantas suculentas junto a los arbustos espinosos alcanzan grandes extensiones en las estepas desérticas del continente americano y de Africa.

La etapa final del desarrollo de la vegetación en las regiones extremadamente áridas, siempre que pueda aún hablarse de comunidades, corresponde a comuni-

dades de halófitos (Fig. 223) o comunidades muy abiertas de caméfitos y terófitos adaptados a la sequía, como sucede en el límite septentrional de la meseta desértica africana.

Las condiciones climáticas son demasiado desfavorables para que se forme una verdadera vegetación climácica, lo mismo que en el piso nival de las altas montañas y en gran parte de las tierras árticas.

Trópicos subáridos. Las condiciones son algo más favorables en los trópicos subáridos, en los que se ha estudiado la edafogénesis y el desarrollo de la vegetación, sobre todo en suelos africanos al sur del Sáhara. La zona esteparia atraviesa toda Africa, desde el sur de Mauritania hasta Somalia a lo largo del trópico.



FIG. 402. Estepa «abierta» de atocha en el borde septentrional del Sáhara, Djebel bou Arfa. ¡Competencia entre raíces! (Foto F. DAGUIN.)

Recibe una precipitación de 150 a 400 mm (en algunos lugares hasta 500 mm), reunida en pocos meses estivales. En el oeste, cerca de su límite septentrional, domina la estepa de acacias y el matorral de euforbias (Fig. 403).

El matorral estepario del sur de Mauritania recibe de 250 a 400 mm de lluvia en los cuatro meses estivales. Como especies características dominan aquí *Acacia flava, Combretum acerbatum* y *Commiphora africana.* En unión con *Acacia senegal, A. raddiana, A. seyal* y *A. laeta* forman el matorral climácico de acacias, al que también pertenecen las leñosas *Combretum aculeatum, C. glutinosum. Maerua crassifolia, Commiphora africana, Balanites aegyptiaca, Zizyphus mauritanica, Boscia senegalensis, Grewia tenax* y *Leptadenia spurium* (BOUDET, 1960).

TROCHAIN (1940) describe en el Senegal unas formas de vegetación semejantes, parecidas fisionómicamente al bosque australiano de eucaliptos.

La región del Tchad recibe en promedio una precipitación algo inferior y las lluvias, igual que en el Sudán, varían intensamente de un año a otro, lo que da a la alfombra vegetal un aspecto totalmente distinto. En un mismo lugar, en

Iffenat, donde en 1960 se midieron 173 mm, cayeron no menos de 615,9 mm en 1961. En 1960 llovió durante diecinueve días, mientras que en 1961 lo hizo durante treinta y cuatro. El exceso de humedad provocó un desarrollo exuberante de la vegetación terofítica, que en 1961 alcanzó unas dimensiones enormes. Las gramíneas esteparias *Aristida stipoides* y *Urochloa lata,* entre otras, alcanzaron de 120 a 140 cm de altura, lo que dio a la cubierta herbácea en 1961 un aspecto extraordinariamente exuberante. Especies como *Tephrosia bracteolata,*



FIG. 403. Estepa fruticosa climácica abierta con *Acacia detinens* y *Euclea undulata* (en la ladera). Al sur de Windhuk, SW de Africa. (Foto VOLK.)

que en el año pobre de 1960 daban ejemplares de 15 cm de altura, dieron en 1961 poblaciones densas de 1,6 m de altura. Se debe también al exceso de agua el que en 1961 aparecieran comunidades que en 1960 eran totalmente inaparentes (GISSET, 1962).

En el Sudán septentrional (Khartum), con precipitación anual débil y al mismo tiempo muy irregular (de 50 a 300 mm), el matorral abierto de acacias, condicionado climáticamente, está compuesto por *Acacia, Zizyphus, Capparis, Leptadenia, Maerua* y *Calotropis.*

La cobertura det estrato herbáceo oscila entre el 5 y el 10% en terreno montañoso, y en la llanura, entre el 50 y el 70%. También aquí se compone principalmente de terófitos, cuyo porcentaje alcanza un máximo del 75% respecto al

número total de especies. Su desarrollo desde la germinación hasta la maduración del fruto se concentra en tres meses (HARRISON y JACKSON, 1958; HALWAGY, 1961).

Junto al Nilo Azul, en Abisinia, aumenta la cantidad de lluvias hasta 500 a 600 mm al elevarse la altitud sobre el nivel del mar. El monte bajo de mimosáceas y caparidáceas está mejor desarrollado, el pastizal perenne está formado principalmente por *Brachiaria obtusiflora,* además de especies de *Eriochloa, Panicum* y *Echinochloa.* También se encuentra *Cyonodon dactylon,* aunque sea escasa.

Los suelos son muy básicos sin excepción (*p*H 8,7 a 9,5, media 9,08), y contienen hasta 1,5 m de profundidad concreciones pardo claras de CO_3Ca de 1/2 a 1 cm de diámetro, irregularmente distribuidas, las que se acumulan entre 150 y 180 cm y entre 300 ó 375 cm de profundidad en bandas compactas (BUNTUNG y LEA, 1963).

P. E. y J. GLOVER y GWYNNE (1962) estudiaron la humectación del suelo en la región de Kenia después de las escasas lluvias. Determinaron que las gramíneas fasciculadas aprovechan también las débiles lluvias (0,5 a 2,7 cm) y las conducen como embudos hacia sus raíces, lo que les permite sobrevivir en la época seca. La profundidad a que penetra el agua de lluvia corresponde aproximadamente en las estepas de gramíneas de Kenia a la altura de las plantas más la profundidad a que llega el agua después de un chaparrón en el suelo libre.

Al sur del ecuador, en el suroeste de Africa, reinan en grandes zonas estepas fruticosas climáticas semejantes, con especies de *Acacia, Zizyphus, Combretum* y *Grewia,* junto a praderas sabanoides de gramíneas. La diferente cantidad de precipitación (de 0 a 500 mm), que cae principalmente en invierno, ya no es suficiente generalmente para cubrir las necesidades hídricas de los árboles. Entre las gramíneas esteparias dominan las especies de *Aristida,* de *Eragrostis* y de *Panicum;* también se encuentran las especies de la Europa meridional *Cynodon dactylon, Tribulus terrestris* y *Setaria verticillata* (WALTER y VOLK, 1954). Aún hay que investigar con más precisión hasta qué grado la actuación antropozoógena ha influido o modificado la estructura de estas comunidades y de sus suelos. El incendio del matorral en el Senegal y el paso del ganado en Sudáfrica tienen gran importancia en la formación de las comunidades, de modo que resulta difícil precisar la clímax potencial.

Regiones ecuatoriales. Numerosas investigaciones en Africa, Asia y América proporcionan puntos de referencia acerca del desarrollo de la vegetación en el ecuador.

Hasta unos 1000 a 1100 m domina en Sarawak como clímax la pluviisilva mixta y a mayor altitud la pluviisilva musgosa. La pluviisilva mixta es también climácica en Nigeria, con una precipitación anual de 1600 a 2600 mm y con un acentuado período de sequía. Los suelos correspondientes son tierras rojas o amarillas lateríticas muy ácidas. El limo amarillo brillante del bosque mixto climácico de Borneo tiene un *p*H de 4 a 5 y la laterita de la pluviisilva nigeriana tiene una reacción aún más ácida (RICHARDS, 1936, 1939).

Las tierras lateríticas rojas, ocres y amarillas constituyen también el substrato del bosque higrófilo en la región de Lomami (Zaire). La acidez del suelo oscila entre *p*H 5 y 6. La laterita aparece normalmente a 5 m de profundidad. La asociación climácica es la pluviisilva del *Klainedoxo-Pterygotetum,* muy rica en es-

pecies. Parece extenderse, siempre que no vuelva a recurrirse al fuego (FOCAN y MULLENDERS, 1948).

LEBRUN (1947) trata con detalle las relaciones de sucesión en el Parque Nacional de Alberto en el Zaire. El bosque climácico, el *Euphorbietum nyikae* (*dawei*), es un monte bajo xérico, rico en especies, de 10 a 15 m de altura. La *Euphorbia* dominante se asemeja a una *Araucaria* cactiforme.

En otras regiones tropicales, como la América central (Honduras y Nicaragua), el bosque planifolio climácico sobre suelos ferralíticos había sido ya fuertemente diezmado por los indígenas antes de la llegada de los colonizadores europeos, y había sido sustituido por bosques de *Pinus*. Estos bosques paraclimácicos deben su existencia a la agricultura basada en el fuego (DANEVAN, 1961).

ORMOND (1960), DAU (1960) y REITZ (1961) informan sobre la ecología y el desarrollo de la vegetación costera del Brasil. REITZ diferencia cuatro series evolutivas principales ordenadas zonalmente: haloserie, heloserie y xeroseries arenosa y rocosa, cada una de ellas con varias etapas dinámicamente relacionadas. La xeroserie sobre suelo rocoso comprende una etapa de líquenes, otra de musgos y otra de xerófitos rupícolas. En la región de dunas se distinguen: predunas, vegetación de dunas móviles y fijas, aunque la composición florística de esta «vegetación de restinga» esté tratada demasiado sumariamente como para permitir establecer paralelismo con los complejos de dunas de otras regiones de la Tierra. Las comunidades de *Sporobolus virginicus* descritas por ORMOND podrían corresponder al *Agropyretum juncei* mediterráneo, y las comunidades de *Panicum racemosum* y de *Ipomoea acetosaefolia* al *Ammophiletum* (véase también DANSEREAU, 1957).

LASSER y VARESCHI (1957) han caracterizado con más precisión las unidades fitosociológicas en la región de dunas de Venezuela. Buscando posibilidades para fijar las dunas describen, entre otros, un *Sporoboletum virginici* en los valles de las dunas, que pasa a un *Leptotrichetum rigidi*, que, por su parte, es dominado por un *Prosopidetum* en las crestas de las dunas expuestas al viento. En los valles de las dunas fijadas resguardadas del viento se implanta como comunidad permanente la maleza de cactus del *Lemaireocereetum opuntiosum*, que refleja la aridez del hábitat.

El problema de la clímax no es tratado con más detalle.

F. Desarrollo de la vegetación y modificación del clima

Como causa última del desarrollo de la vegetación, a nivel de los grandes espacios, si se excluye la influencia humana, hay que considerar las modificaciones del clima que a través de su lento curso actúan sobre el suelo, y también directa e indirectamente sobre la fuerza de competencia y expansión de las plantas.

El que hasta ahora se hayan investigado sobre todo sucesiones edáficas se debe a que las modificaciones en la vegetación determinadas por el clima son difíciles de seguir en la actualidad.

Regiones no europeas. Al parecer, en la Patagonia tiene lugar una variación de la vegetación en gran escala. Según KALELA (1945), toda la vegetación se encuentra allí en un movimiento dinámico, y bajo la influencia de una deseca-

ción creciente se van desplazando lentamente los límites de las comunidades hacia el oeste, hacia los Andes.

Los semidesiertos se transforman en desiertos desnudos, las estepas de gramíneas en semidesiertos y los bosques están siendo reemplazados por las estepas de gramíneas.

ALBERTSON y WEAVER (1943) hablan de la sustitución de la verdadera pradera por la «mixed prairie» en Kansas, Nebraska y Dakota del Sur, debida a varios períodos secos intensos. Las especies dominantes *Andropogon furcatus* y *A. scoparius* murieron en gran parte debido a la falta de agua. En su lugar se expandieron intensamente *Agropyron smithii* y las gramíneas bajas.

En la cuenca del río Gila, en los EE. UU., hubo una intensa sequía a finales del siglo XIX, que fue seguida entre 1904 y 1930 por un período húmedo, que ha cedido desde entonces frente a un nuevo período seco. No obstante, estas oscilaciones climáticas no parecen haber tenido influencia apreciable sobre la vegetación; su duración es excesivamente corta (C. F. COOPER, 1960).

Las modificaciones de corta duración, tal como las que pueden determinarse frecuentemente por la medida de la anchura de los anillos anuales en los árboles [1], pueden considerarse oscilaciones climáticas secundarias, que no suscitan modificaciones apreciables en las comunidades vegetales firmemente establecidas.

Las modificaciones climáticas más importantes se ponen de manifiesto en primer lugar en los límites de las comunidades, especialmente en los límites de las clímax.

Se ha obseravdo un avance del límite superior del bosque en la Columbia Británica, y en Nueva Zelanda *Nothofagus menziesi* se ha desplazado hacia arriba en los últimos cien a doscientos años, por lo que se ha concluido que debe haber habido un aumento de temperatura (WARDLE, 1962).

REGEL (1949) trata de la mejora climática reciente en el norte de Eurasia. Mientras que antiguos investigadores de las regiones hiperbóreas mencionaban un retroceso del límite del bosque, parece que últimamente, esto es, desde hace cuarenta o cincuenta años, se ha instaurado un desarrollo inverso. Así, AARIO (1941) encontró en Petsamo, Laponia, crecimiento de abedules jóvenes en lugares de donde hacía ya siglos que había desaparecido la población de abedul. La figura 23 (pág. 43) muestra grupos de abedules reducidos a las hondonadas protegidas en el límite climático del bosque en Petsamo.

BERG (1958) trata también de la penetración del bosque en la estepa rusa, lo que indica una modificación climática en tiempos recientes. QUÉZEL (1961, 1962) considera las oscilaciones climáticas recientes y sus efectos sobre la vegetación en la zona desértica del norte de Africa.

Alpes. Donde mejor pueden reconocerse incluso las pequeñas oscilaciones climáticas es en las montañas. De la comparación de los límites actuales de vegetación, esto es, de los árboles y del bosque, con los pasados, pueden deducirse modificaciones climáticas. Pero la observación directa también permite sacar conclusiones. Consecuencia de los años con nieve abundante es el desarrollo de las comunidades de ventisqueros, y el que éstos aumenten su superficie a costa del

---

[1] Sería deseable una comparación de los cambios temporales de especies con los resultados de la dendrocronología, pero ARTMAN (citado en HUBER, 1948) pudo comprobar que el grosor de los anillos anuales del cembro corresponde ampliamente en los Alpes bávaros a la temperatura media estival al mediodía y a la duración de la insolación en el observatorio del Zugspitz.

pastizal alpino. A la inversa, después de una serie de veranos secos es el pastizal el que avanza (véase BR.-BL., 1948, pág. 91).

Los desplazamientos en la vegetación, observados en la pirámide de roca de 3414 m de altura del Piz Linard, en la baja Engadina (Fig. 404), casi sólo pueden explicarse por variaciones en el clima.

El paleobotánico OSWALD HEER, autor de la Flora nival de los Alpes suizos, llegó en 1835, por primera vez, a la cumbre, hasta entonces considerada como inaccesible, y dedicó también su atención a la flora culminal. HEER encontró en



FIG. 404. Cumbre en pirámide del Piz Linard, 3414 m, después de una reciente nevada en verano. (Foto GRASS.)

la cumbre de neis una única fanerógama, *Androsace alpina*. Sólo 60 m más abajo de la cumbre se encontraba *Chrysanthemum alpinum*. SIBER-GYSI subió al Linard en 1864 y comprobó la presencia en lo más alto de *Ranunculus glacialis* y *Chrysanthemum alpinum*. Cuando el Dr. SCHIBLER, autor de la Flora nival de Davos, subió a la montaña en 1894, pudo comprobar un renovado crecimiento de dos especies (*Saxifraga oppositifolia* y *S. bryoides*).

Incitado por el trabajo de SCHIBLER investigué el Linard en 1911, y de nuevo en 1937 y 1947, favorecido siempre por el mejor tiempo. En la primera visita, 1911, se encontraban *Draba fladnizensis* y *Poa laxa* como nuevos colonizadores por encima de los 3400 m; en 1947, algunos metros por debajo se encon-

traba *Gentiana bavarica v. imbricata,* y a 3385 m florecían, además, *Cerastium uniflorum* y *Saxifraga exarata;* a 3350 m se encontraba, además, una mata de *Festuca halleri.*

En el curso de ciento doce años el número de plantas vasculares ha aumentado, pues, de dos a once, algunas de las cuales actualmente son abundantes (véase pág. 586).

Otras altas cumbres distintas han experimentado también un enriquecimiento en los últimos cien años. El Rossbodenstock, el Piz Languard y el Aroser Weiss-

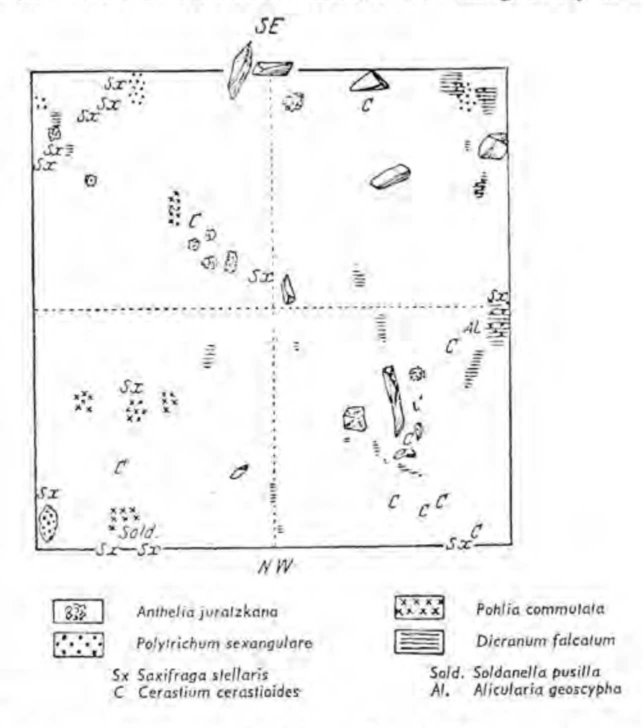


FIG. 405. Cuadrado permanente junto al lago Macun, 2635 m. Fase inicial del *Polytrichetum sexangularis dicranetosum* sobre un pedregal silíceo, inventariado en 1921 (según BR.-BL. y JENNY, 1926).

horn, entre otros, poseen actualmente una flora cuminal más rica que hace ochenta o cien años. En ningún lugar pudo demostrarse un empobrecimiento de la flora culminal.

En consonancia con estos datos se encuentran nuestras observaciones en el Parque Nacional Suizo, que indican que los Grisones orientales se encuentran desde hace varios decenios en un período de aumento de la temperatura estival, que probablemente va unido a una disminución de la precipitación. Sólo así pueden explicarse las modificaciones en la vegetación, observadas durante tres decenios en los ventisqueros del fondo de Val Zeznina (baja Engadina), a 2635 m s.n.m.

Se marcaron allí en 1921 varias superficies de 1 m², y se inventariaron cuidadosamente. Se hicieron investigaciones control en 1931, 1938 y 1947 (figuras 405, 406).

En la tabla 72 se dan los resultados de una superficie investigada típica.

La cubierta vegetal aumentó del 72% al 80% de la superficie total en el curso de veintiséis años.

El número de especies creció de 8 a 16, y sólo el de fanerógamas de 3 a 10; en 1921 florecían 3 plantas y 89 en 1947. El número de invididuos de fanerógamas ha aumentado en este lapso de tiempo de 28 a 305.

La mayor ganancia de terreno corresponde a los musgos característicos de los ventisqueros, *Polytrichum sexangulare* y *Dicranum falcatum*. Considerados conjuntamente cubren actualmente casi tres cuartos de la superficie. Sobre el suelo



FIG. 406. Cuadrado permanente junto al lago Macun, 1931. (Foto SIGMOND y BR.-BL.)

de ventisquero que inicialmente no tenía casi ninguna planta, se ha desarrollado en treinta años un *Polytrichetum sexangularis* típico en su subasociación de *Dicranum falcatum*.

Ya que todos los factores se han mantenido constantes excepto el clima, la causa de este desarrollo ha de ser un aumento del tiempo de vegetación.

Coincide con estas observaciones el que actualmente algunas plantas alpinas produzcan semillas maduras, capaces de germinar, incluso en los hábitats más extremos del piso nival, lo que indica que no han podido aún alcanzar el límite superior climático de sus posibilidades de vida (véase pág. 510).

Para conocer con más precisión los desplazamientos en la altitud determinados por el clima, sería deseable un control por investigaciones duraderas en la zona limítrofe de las comunidades altoalpinas. Habría que prestar atención a las diferencias, determinadas petrográficamente, en la composición específica de las comunidades vegetales. En terreno silíceo hay que considerar en primer lugar

TABLA 82. *Desarrollo de un ventisquero plano* (Salicion herbaceae) (1 m²) *junto al lago Macun, Baja Engadina* (2635 m), *de 1921 a 1947*

Fecha del inventario	24. VII. 1921	13. VIII. 1931	2. IX. 1938	16. VIII. 1947
Superficie cubierta por la vegetación en %	12	40	65	80
De la que cubren:				
Musgos y hepáticas (%)	aprox. 60	75	80	90
Fanerógamas (%)	aprox. 40	25	20	10
Fanerógamas (número de individuos)				
Cerastium cerastioides (L.) Britton	16 (1 fl.)	unas 20 (10 fl.)	6 (1 fl.)	22 (12 fl.)
Saxifraga stellaris L.	10 (2 fl.)	19 (14 fl.)	unas 25 (11 fl.)	73 (6 fl.)
Soldanella pusilla L.	2 st.	5 st.	2 st.	9 (3 fl.)
Gnaphalium supinum L.	·	unos 20 st.	unas 40 (20 fl.)	126 (45 fl.)
Cardamine alpina Willd.	·	unas 20 (10 fl.)	unas 30 (12 fl.)	41 (10 fl.)
Poa laxa Hänke	·	24 st.	22 (2 fl.)	16 (7 fl.)
Veronica alpina L.	·	·	1 fl.	8 (2 fl.)
Carex lachenalii Schkuhr	·	·	1 st.	3 st.
Epilobium alpinum L.	·	·	·	6 (4 fl.)
Chrysanthemum alpinum L.	·	·	·	1 st.
Criptógamas (abundancia y sociabilidad)				
Dicranum falcatum Hedwg.	1·2	2·3·2	3·3 [1]	4·3 [2]
Pohlia commutata (Schimp.) Lindbg.	+·2	1·2	1·2	1·2
Polytrichum sexangulare Flörke	+·2	1·2	2·2	2·2
Anthelia juratzkana (Limp.) Trev.	+·2	1·2	2·3	2·2(?)
Alicularia geoscypha De Not.	+	+	?	·
Gymnomitrium varians (Lindb.)	·	+	+	+
Pleuroclada albescens (Hooker) Spruce	·	+	·	·
Solorina crocea (L.) Ach.	·	1 st.	1 st.	1 st.

[1] Cubre aproximadamente un tercio de la superficie.
[2] Cubre aproximadamente dos tercios de la superficie.
st. = estéril; fl. = floreciendo.

las especies del *Androsacetum alpinae,* rico en líquenes y musgos, con *Androsace alpina, Poa laxa, Saxifraga bryoides, Cerastium uniflorum,* etc., sobre el pedregal calcáreo las especies del *Thlaspietum rotundifolii* con *Thlaspi rotundifolium, Saxifraga aphylla, Moehringia ciliata,* etc., y sobre las pizarras de los Grisones o del lias las del *Leontidetum montani* con *Leontodon montanus, Saxifraga biflora, Campanula cenisia,* etc.

G) Métodos de investigación de la sucesión

W. Lüdi (1930) ha considerado detalladamente los métodos primitivos de investigación de la sucesión hasta 1930, que se remontan hasta Clements. A pesar de que hayan también evolucionado desde entonces, las líneas básicas siguen siendo sustancialmente las mismas.

La observación directa de las modificaciones en la vegetación se basa en la investigación de superficies y cuadrados permanentes, bien delimitados, de distinto tamaño, que en determinados lapsos de tiempo pueden inventariarse florísticamente con precisión y, si es factible, pueden fotografiarse (Fig. 407).

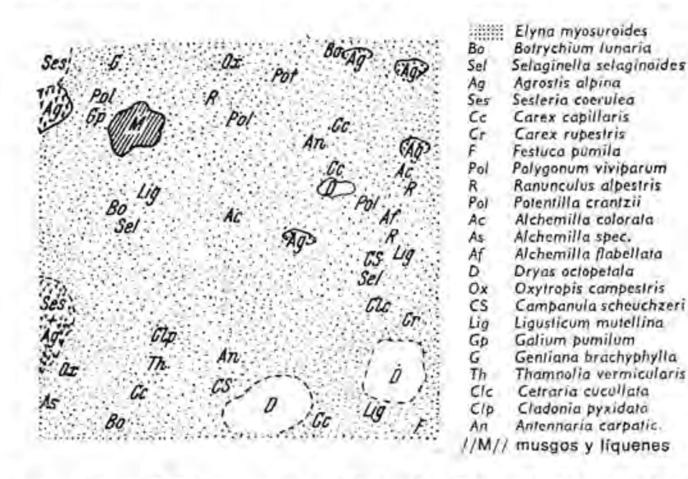


Fig. 407. Cuadrado en el *Elynetum* por debajo del Plan dals Poms (50×50 cm), Parque Nacional Suizo (de Br.-Bl., 1931).

Una valiosa profundidad adquieren aquellos estudios que, simultáneamente al inventario florístico, investigan también y miden los factores ecológicos determinantes, con lo que se da una base ecológica a las modificaciones florísticas.

Puede seguirse la intensidad dinámica del efecto de un determinado factor si se mantienen lo más constantes posible todos los factores, excepto uno, lo que frecuentemente tiene su dificultad.

Superficies permanentes. El tamaño y la forma de las superficies se rigen por la vegetación que debe investigarse y por el objeto de la investigación. Como es lógico, las superficies permanentes mayores deben delimitarse del modo más natural dentro de lo posible.

Superficies de 100 a 200 m² son las mejores para las comunidades forestales, las de 0,5 a 1 m² para las asociaciones de pastizales ricas en especies. Son aconsejables investigaciones paralelas en varias superficies permanentes del mismo tipo.

Para determinar el crecimiento de alfombras o almohadillas de vegetación aisladas se clavan estacas en el suelo y se unen mediante un alambre situado muy cerca del suelo. Además de la delimitación precisa, este método tiene la ventaja de que permite también seguir y medir en el tiempo el inicio de la eda-

fogénesis por aumento del humus. Una variante rica en leguminosas en el *Elynetum* del Parque Nacional Suizo, a 2320 m, ha dado el siguiente aumento del humus:

Aumento del humus en el cuadro del *Elynetum* (1 m²), en 32 años.

Cuadrado superior A_0 (no descompuesto) 1,5 cm; A_1 (descompuesto) 2 cm, en conjunto 3,5 cm.
Cuadrado inferior A_0 (no descompuesto) 1,0 cm; A_1 (descompuesto) 2 cm, en conjunto 3,5 cm.
Cuadrado lateral derecho A_0 (no descompuesto) 1,5 cm; A_1 (descompuesto 3 cm), en conjunto 4,5 cm.
Cuadrado lateral izquierdo A_0 (no descompuesto) 2,5 cm; A_1 (descompuesto 1,5 cm), en conjunto 4,0 cm.

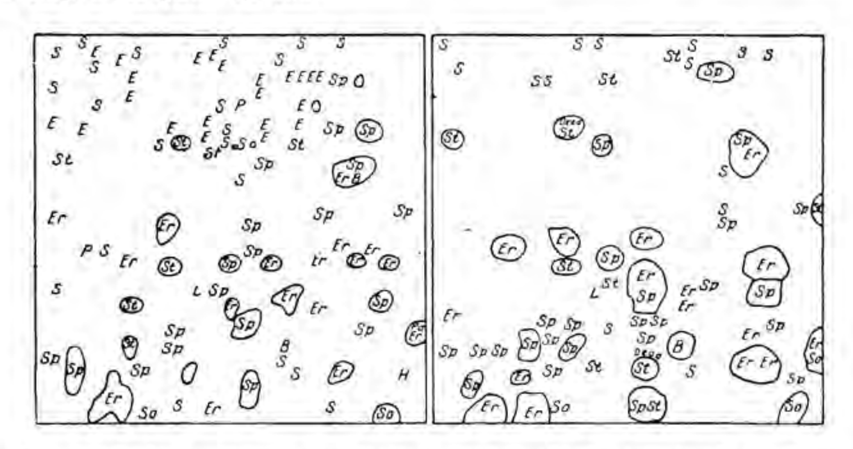


FIG. 408. Cuadrado permanente (1 m²) en la pradera abierta, investigada en 1916 y 1918 (según WEAVER, 1918).

B *Bouteloua oligostachya*
E *Euphorbia serpens*
Er *Eragrostis pectinacea*
H *Helianthus subrhomboideus*
L *Laciniaria punctata*
O *Onagra biennis*
P *Physalis heterophylla*
Pa *Panicum capillare*
S *Solidago missouriensis*
So *Sorghastrum avenaceum*
Sp *Sporobolus longifolius*
St *Stipa spartea*

El alambre delimitante quedó incluido en el horizonte A_1 y hubo que escarbar para encontrarlo. Sin contar la hojarasca, el aumento de humus descompuesto por metro cuadrado durante treinta y dos años fue de 21 000 cm³ por metro cuadrado, en números redondos.

Las superficies permanentes mayores deben medirse y colocarse marcadores del límite que, sin embargo, deben renovarse de cuando en cuando.

Debe disponerse siempre de un plano general, fijado topográficamente, y siempre que sea posible hay que fotografiar la superficie. Para evitar la distorsión de la fotografía de pequeñas superficies, hay que hacerla exactamente sobre el centro de la superficie. COOPER (1924) describe un trípode especialmente construido para poder fotografiar desde arriba superficies de hasta 1 m².

Naturalmente, las superficies permanentes pueden utilizarse también para investigar las modificaciones anuales en el número de individuos y para observar las condiciones de germinación.

Cuadrado reticulado. Para facilitar el muestreo y para inventariar con precisión las superficies investigadas, resultan apropiadas las superficies cuadriculadas (Fig. 409), como las que se utilizan desde CLEMENTS (1905), especialmente en el ámbito anglosajón, y actualmente también en el de los investigadores rusos.

Se aplica al suelo un marco de madera desmontable de 0,5 a 1 m^2, con agujeros, y con varillas de metal distanciadas en 10 cm. Las cabezas de las varillas se unen entre sí por cuerdas transversas, de modo que quedan limitados pequeños cuadrados de 10, 20 ó 50 cm de lado. La mejor manera para representar los pequeños cuadrados es hacerlo en papel milimetrado.

Esta forma, la más precisa de inventariar la vegetación en la que cada individuo (almohadilla, alfombra o fascículo) queda señalado particularmente, puede realizarse sólo en comunidades homogéneas, abiertas o muy pobres en especies.

En las grandes superficies se expresa la distribución cuantitativa con las cifras habituales de abundancia y dominancia (1 a 5 ó 1 a 10), y en determinadas ocasiones también en porcentajes, y se añade la sociabilidad. Las especies especialmente importantes pueden contarse y dibujarse, y las almohadillas o alfombras pueden medirse.

En todos los casos hay que dar la lista precisa de todas las especies presentes, y también si conviene su estado de desarrollo y su cobertura total.

Principalmente con fines prácticos (influencia del pastoreo, desplazamiento de especies en años secos y húmedos) se dividió en la estepa rusa una superficie de 1 m^2 en 100 cuadrados pequeños, y en ellos se indicaron todas las especies presentes con símbolos característicos. Desde luego este método es muy preciso, pero la representación de una vegetación cerrada requiere varias representaciones de los cuadrados, que al reproducirlas son difíciles de leer (véase ALECHIN, 1934).

La representación de un metro cuadrado (Fig. 409) de la estepa de tierra negra en la provincia de Kursk da la distribución de las gramíneas más importantes; para las demás especies hacen falta otros dos cuadrados, donde las menos importantes se representan conjuntamente por puntos negros. La cobertura individual y total no está aquí indicada.

En la mayoría de las comunidades de pastizales habrá que conformarse generalmente con indicar en porcentaje la parte correspondiente a las especies cobertoras más frecuentes, y con indicar la situación en el cuadrado de las especies menos abundantes. Se cuentan todos los individuos (almohadillas, céspedes) de una especie, y se anotan por separado los ejemplares estériles, en floración y en fructificación.

SOCHAVA, LIPATOVA y GORSSHAKOVA (1962) utilizaron para determinar la productividad aérea en masa vegetal en la estepa de Amur unos cuadrados de un metro, en los que están indicadas con precisión todas las especies existentes (figura 14, pág. 32).

En cada caso hay que decidir si el tiempo necesario está en consonancia con el resultado obtenido.

Para la investigación de las comunidades de criptógamas resultan apropiadas las superficies pequeñas de 0,10 a 0,25 m^2, que pueden subdividirse en cuadrados menores y fotografiarse para observar con precisión los desplazamientos de las especies (Fig. 330 y 331, pág. 561).

A ED. FREY (1959) le debemos unos estudios ejemplares acerca de la competencia en pequeños cuadrados, especialmente de comunidades liquénicas. Ha

conservado fotogramétricamente numerosas superficies investigadas. Su abundante material de observación ilustra sobre el lentísimo avance de la expansión de los líquenes.

Las fotos de FREY muestran la modificación que ha tenido lugar entre 1922 y 1955 en un cuadrado con mucho *Haematomma ventosum, Rhizocarpon disporum* y *geographicum, Lecanora rupicola* y *Umbilicaria cylindrica.*

El crecimiento mayor le corresponde a *Parmelia encausta.* Si talos de la misma especie entran en contacto, sus extremos se levantan de modo que ciertas partes del talo pierden el contacto con el substrato y se rompen, así que son

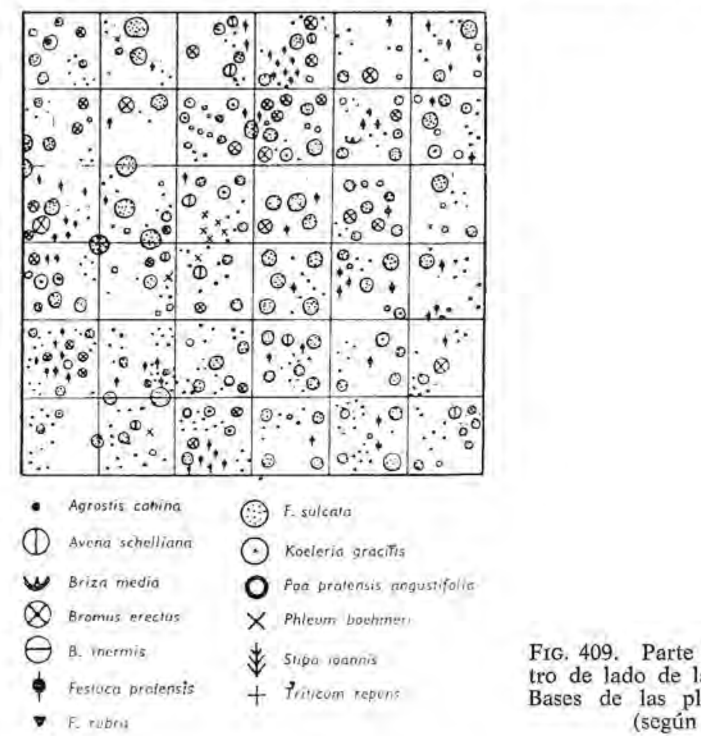


FIG. 409. Parte de un cuadrado de un metro de lado de la estepa del sur de Rusia. Bases de las plantas vistas desde arriba (según ALECHIN, 1934).

necesarias regeneraciones. Los líquenes crustáceos de la forma de *Testudinea* que se tocan, tienen un comportamiento preferentemente estacionario, mientras que *Haematomma* (forma de *Pertusaria*) crece con éxito por encima de otros líquenes crustáceos. Si en el cuadrado se hubieran encontrado *Pertusaria corallina* y *P. lactea,* constituyentes principales y especies características del *Pertusarietum corallinae,* hubiesen crecido rápidamente por encima de los otros líquenes crustáceos con sus talos de bordes fibrosos, y la dinámica de esta superficie entre 1922 y 1955 hubiera discurrido de un modo totalmente distinto. Es significativo que la forma de *Pertusaria* es más frecuente en los climas más húmedos, ya que con su dinámica vitalidad necesita más humedad. Los controles fotogramétricos proporcionan por primera vez una demostración experimental segura de la larga duración de la vida y del lento desarrollo de los apotecios liquénicos (FREY, l. c.).

Las investigaciones de FREY acerca de la competencia con almohadillas de líquenes implantadas se han descrito en la página 601.

Comparación de hábitats. El establecimiento de superficies permanentes de investigación no es posible en todas partes, y tampoco es necesario en todas partes, ya que de la comparación de manchas de vegetación de distinta edad (etapas) que se encuentran bajo idénticas condiciones del hábitat, o de la presencia de reliquias de comunidades, o de pioneros, pueden extraerse conclusiones de las modificaciones sufridas por la vegetación, o de las que se están preparando (véase pág. 608).



1 2 3

FIG. 410. Sucesión de la colmatación en el Hérault, sur de Francia.
1 Pedregal del río con *Glaucio-Scrophularietum caninae*, *2 Saponario-Salicetum purpureae*, *3* algo más arriba sustituido por el *Populetum albae.*

Pero las etapas escogidas para la comparación deben presentar condiciones topográficas, microclimáticas, edáficas y bióticas concordantes.

W. D. BILLINGS (1938) ha seguido de este modo la sucesión secundaria en la región forestal de Carolina del Norte. Eligió e investigó siete localidades típicas de distinta edad, correspondientes a otras tantas etapas de desarrollo.

La vegetación más joven, una colonia de *Andropogon virginicus* se había implantado sobre un campo abandonado cinco años antes, la más vieja fue un bosque maduro de *Pinus* de ciento diez años.

Paralelamente a la investigación estructural de las siete etapas se realizaron investigaciones del suelo.

En el pastizal de *Andropogon* crece rápidamente una población de *Pinus,* que cuenta por hectárea hasta 3000 plántulas. Al cabo de veinte años aparecie-

ron los primeros robles (*Quercus rubra, Q. velutina, Q. alba*); algunos años después siguen *Hicoria alba* y *H. glabra.* Tal como es de esperar, la regeneración de *Pinus* desciende rápidamente al aumentar la sombra.

A los cincuenta o sesenta años se desarrolla un estrato arbustivo y bajo él se van implantando también poco a poco los acompañantes característicos de los bosques planifolios.

Cada árbol que muere en las poblaciones viejas de *Pinus* es sustituido por otro planifolio de raíces más profundas, de modo que no puede haber ninguna duda del final de la sucesión.

En la página 608 se describe una sucesión de la región seca del interior de los Alpes que va desde el pedregal de un río hasta el bosque, y la figura 410 muestra otra sucesión del sur de Francia.

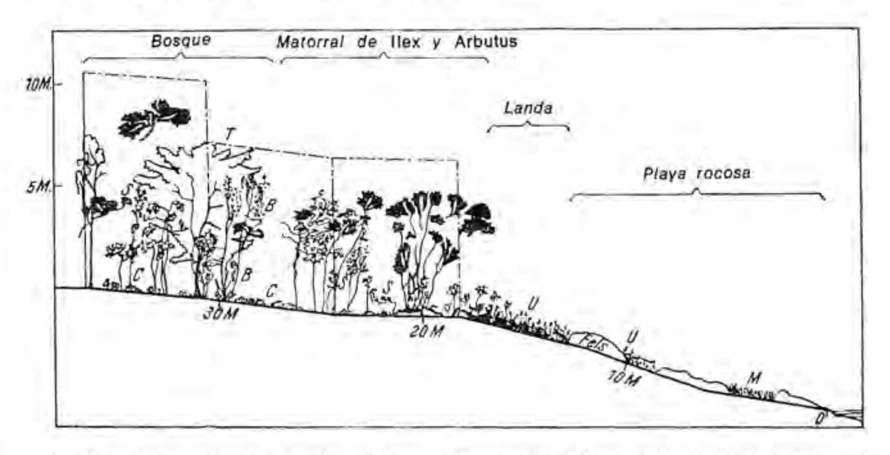


FIG. 411. Sucesión en una isla de *Arbutus* (TURNER y WATT, 1939). El árbol grande (*T*) es *Taxus,* en negro *Arbutus,* por debajo *Ilex, U Ulex, S Sorbus aucuparia, M Molinia, C Criptógamas.*

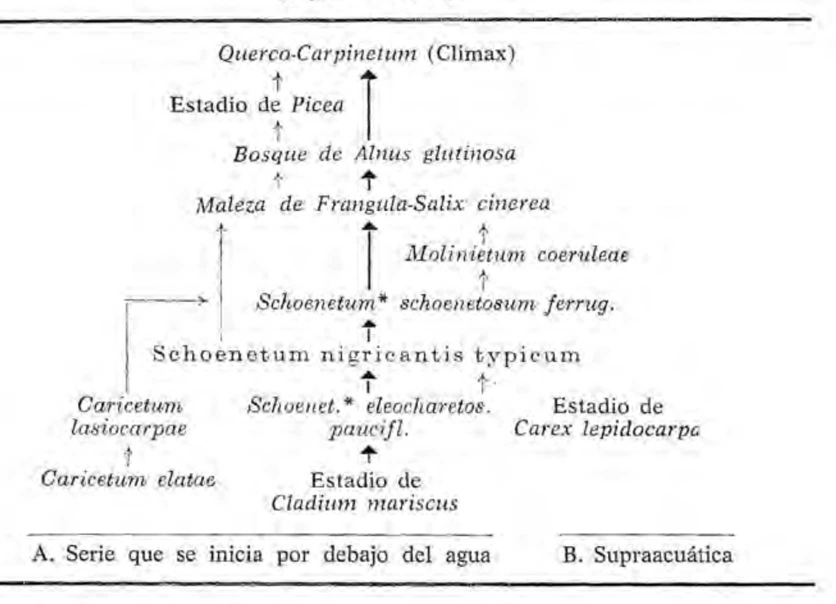
La observación comparada es el camino elegido con mayor frecuencia, porque es el más cómodo para determinar modificaciones en la vegetación. Está expuesto, sin embargo, al peligro de una generalización superficial. Muchas veces se confunden procesos de desarrollo con simples coexistencias. Sobre todo en las zonaciones no debe concluirse sin más una sucesión a partir de una coexistencia, ya que la ordenación zonal de la vegetación con frecuencia es bastante estable, y no siempre es seguro desde un principio que la vegetación de una cintura haya salido, o vaya a ser, un estadio del cinturón limitante.

Debe también considerarse siempre el factor hombre, muchas veces decisivo.

Por lo demás, los dibujos de transecciones, que deben representar el desarrollo de la sucesión, son muy ilustrativos, como la representación de TURNER y WATT de la sucesión en la isla de *Arbutus* en los Killarney woods (Fig. 411), o como la sección a través de la vegetación arenícola cubana de SEIFRIZ (1943), u otras muchas representaciones semejantes.

Representación del desarrollo evolutivo. En la representación de las sucesiones es imprescindible la mayor sencillez y claridad posibles. Siempre que se pueda hay que evitar los esquemas con líneas entrecruzadas varias veces; es mejor dividir un esquema de sucesión que sobrecargarlo.

TABLA 83. *Serie de colmatación del* Schoenetum nigricantis *en el norte de Suiza* (según W. KOCH)



Esquema de flechas. El tipo de representación de la sucesión más aconsejable es el de los esquemas de flechas.

En el esquema anterior está indicado por flechas gruesas el curso normal del desarrollo de la serie de colmatación característica en el noroeste de Suiza para fuentes, charcas y lagos de agua rica en cal (véase también tabla 79, pág. 633).

Representación mediante curvas. En la representación mediante curvas pueden resaltarse además los cambios que sufren determinados grupos de especies,

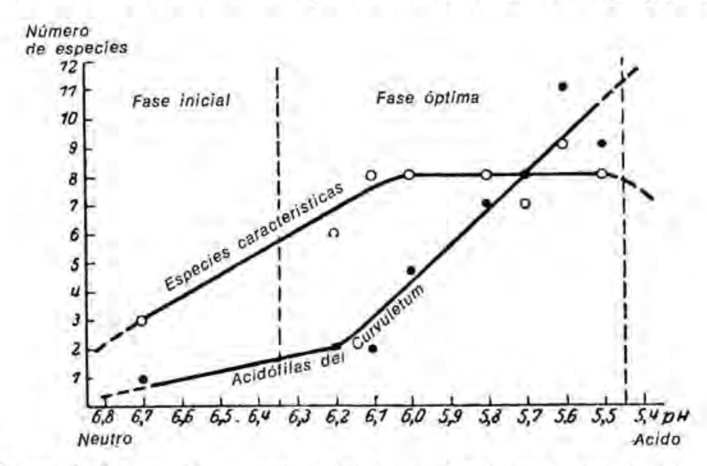


FIG. 412. Curva de las especies características y tendencia evolutiva del *Elynetum* (moderadamente ácido) hasta el *Curvuletum* (muy ácido). Las poblaciones particulares están ordenadas según la concentración de iones H del suelo. Cada punto o círculo corresponde a un representante de comunidad (de BR.-BL. y JENNY, 1926).

también las modificaciones determinantes de los factores del hábitat (iluminación, humedad del suelo, contenido en cal, *p*H, etc.), que tienen lugar en el mismo sentido que el cambio de determinados grupos de especies.

Las curvas de sucesión resultan por ello apropiadas sobre todo para precisar los cambios florísticos y ecológicos, que tienen lugar en el curso del desarrollo de una sucesión. Como ejemplo puede servir la transformación del *Elynetum*, más o menos neutrófilo, en el *Curvuletum* extremadamente acidófilo. La aparición sucesiva de especies acidófilas del *Curvuletum* en el *Elynetum* muestra, tal como puede verse en la curva de las acidófilas, una concordancia total con la acidificación creciente de las poblaciones particulares. La fase terminal del *Elynetum* corresponde a la fase inicial del *Curvuletum* (Fig. 412).

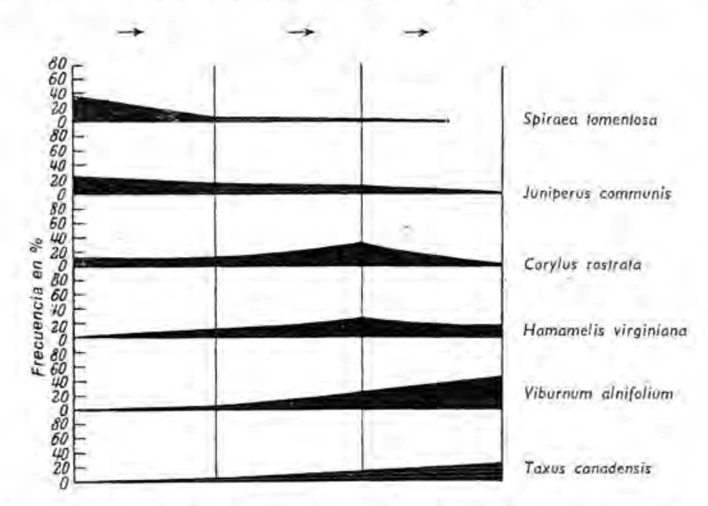


FIG. 413. Modificación de las frecuencias de seis arbustos importantes a lo largo de la sucesión secundaria (según COOPER, 1922).

Esquema de bloques. El esquema de bloques tiene la ventaja de permitir manifestar claramente la relación cuantitativa de algunas especies diámicamente importantes, o también de determinados grupos de especies en distintas comunidades vegetales unidas genéticamente. La figura 413 expresa la modificación de las frecuencias de seis arbustos importantes en la sucesión secundaria desde el pastizal hasta el bosque climácico en Nueva Inglaterra.

Spiraea tomentosa, presente en un 40% aproximadamente en los inventarios del pastizal, no se encuentra en el bosque climácico, mientras que *Viburnum alnifolium* y *Taxus canadensis* van aumentando continuamente en el curso del desarrollo natural y dominan en el bosque climácico.

H) Aplicación práctica de la Sindinámica

Silvicultores razonables están convencidos de que a través de la Sindinámica, la Fitosociología se ha convertido en una de las bases principales de la silvicultura (LEIBUNDGUT, 1961), y esto mismo es válido para la praticultura, tal como resaltan KLAPP, DE VRIES, y muchos otros.

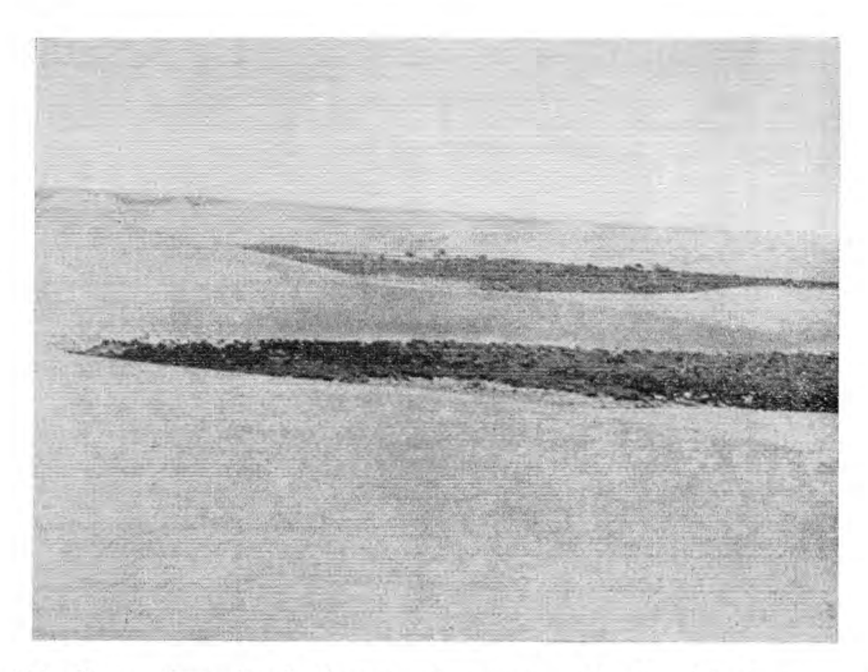


Fig. 414. Dunas migratorias de 20 m de altura junto a Mogador, bajo la acción de los alisios del NE.; entre ellas, el *Ononidetum angustissimae.* (Foto J. Lid.)



Fig. 415. Fijación inicial de las dunas de Mogador por siembra de *Retama webbii.* (Foto J. Lid.)

Acerca del significado práctico de la Sindinámica, como de la propia Fitosociología, se expresan numerosos trabajos de AICHINGER, ELLENBERG, HORVAT, GIACOMINI, MOLINIER y BOLÒS, VON SOÓ, SZAFER y PAWLOWSKI, WESTHOFF y sus escuelas. Consideración especial merece la serie de publicaciones editada por R. TÜXEN, «*Angewandte Pfanzensoziologie*» (= «Fitosociología aplicada»), en la que aparecen constantemente comunicaciones importantes.

El conocimiento dinámico de la vegetación y de sus posibilidades de desarrollo es de una eminente importancia para la planificación previa de repoblaciones forestales, aprovechamiento de prados y pastizales, proyectos de cultivo en general, correcciones de torrentes, aludes y derrumbamientos, desecación, desalinización, fijación de dunas, protección de la naturaleza y en la gestión de la naturaleza en el sentido más amplio.

Los valores económicos que pueden estar en juego están expresados en la historia por la formación de turberas y de Ortstein en los climas templados y húmedos, la recesión del bosque en las tierras montañosas y semiáridas, las muchas repoblaciones forestales fracasadas, el predominio de malas hierbas difícilmente exterminables, la degradación y esterilización de grandes extensiones de bosques y pastizales en los trópicos y subtrópicos, que en grandes regiones de la Tierra —pensemos en China— se han convertido en las peores calamidades.

Uno de los más grandiosos experimentos de sucesión de los nuevos tiempos es la fijación y población forestal de la región de dunas móviles al sur del cabo Sim en la costa marroquí (Figs. 414, 415). Su final favorable, que asegura la expansión de la floreciente ciudad comercial de Mogador, puede considerarse actualmente como seguro (véase BR.-BL., y MAIRE, 1924; véase también pág. 294).

CAPITULO SEXTO

HISTORIA DE LAS COMUNIDADES (SINCRONOLOGIA)[1]

Hay que diferenciar las grandes modificaciones de la vegetación acaecidas hace mucho tiempo, en el pasado prehistórico, del desarrollo de las comunidades, tal como transcurre y puede estudiarse experimentalmente hoy día. Las primeras son el objeto de la Sincronología; de ellas se ocupan la Fitopaleontología y el análisis polínico.

Casi no puede hablarse de un desarrollo de la vegetación, ya que los restos vegetales que han llegado hasta nosotros, exceptuando la formación de las turberas, sólo permiten en el mejor de los casos reconocer fragmentos independientes de comunidades vegetales particulares, cuadros instantáneos de una sucesión de tipos de vegetación difícilmente abarcable, y que son más difíciles de interpretar cuanto más antiguos sean.

Oligoceno, mioceno. La verdadera historia de la vegetación se inicia con la aparición de los géneros y especies actuales en el terciario, aunque sólo pocos hallazgos permiten un estudio detallado de las comunidades vegetales de esta era (véase pág. 674).

Para considerar el significado ecológico de esta vegetación fósil se parte generalmente de la premisa de que las plantas reconocibles, coincidentes morfológica y anatómicamente con las actuales, las representan también fisiológica y ecológicamente, de modo que puede suponérseles las mismas o análogas necesidades climáticas y edáficas.

Esto es especialmente válido cuando se encuentran juntos fósiles de especies que actualmente viven reunidas, lo que indica unas condiciones ambientales semejantes.

A lo largo de la era terciaria predominan cada vez más los géneros y especies actuales, y los distintos hallazgos permiten ya un conocimiento más preciso de las comunidades vegetales.

Mientras que la flora europea del terciario inicial y medio casi no permite una comparación con la actual, el terciario de los Estados Unidos ofrece un notable paralelismo con las comunidades forestales aún vivas actualmente.

La flora oligocénica de Twickenham es la que permite la comparación que se remonta a más antiguo; ha sido comparada por CHANEY (1956) con el bosque montano de *Metasequoia glyptostroboides* y *Cercidiphyllum japonicum sinicum* de China central.

[1] Este capítulo ha sido revisado y ampliado por F. FIRBAS.

Un ejemplo más reciente, la flora miocena de Mascall, es comparada por CHANEY con la vegetación forestal actual de Jaspers Ridge junto a Palo Alto, California.

Las especies arbóreas dominantes son, según CHANEY (citado en CAIN, 1944):

a) En el bosque de Jaspers Ridge junto a Palo Alto:

Sequoia sempervirens
Salix laevigata
Salix lasiolepis
Populus trichocarpa
Alnus rhombifolia
Quercus kellogii
Quercus agrifolia
Quercus lobata
Umbellularia californica
Arbutus menziesii
Acer macrophyllum
Aesculus californica

b) En la flora miocénica de Mascall:

Sequoia langsdorfii
Salix varians
Populus lindgreni
Alnus sp.
Quercus pseudo-lyrata
Quercus convexa
Quercus duriuscula
Umbellularia sp.
Arbutus sp.
Acer bolanderi

A excepción de *Aesculus californica*, todos los árboles muy frecuentes del bosque mixto de Jaspers Ridge tienen su vicario del mismo género en la flora de Mascall. Esta gran coincidencia inesperada entre el estrato arbóreo de una comunidad forestal actual, considerada en sentido muy amplio, y otra del mioceno, permite concluir también, naturalmente, unas semejanzas en el sotobosque y en la estructura de la comunidad, así como una afinidad bioclimática.

Plioceno. En Europa, los yacimientos más antiguos de fósiles comparables con la vegetación actual son de edad pliocénica.

DEPAPE (1923) ha intentado reconstruir la vegetación del terciario superior del valle inferior del Ródano en base a numerosos yacimientos de fósiles en excelente estado de conservación, recurriendo para la comparación a las proporciones actuales de las especies arbóreas y arbustivas dominantes.

Partiendo de las poblaciones de palmeras (*Sabal*) con *Glyptostrobus* de la llanura litoral, distingue tres pisos de vegetación: uno inferior, con comunidades de ribera formada por alisos, sauces y chopos (*Populus alba, P. nigra*), *Nerium, Phragmites,* etc., y un bosque mixto de *Gingko, Liquidambar, Liriodendron, Sassafras, Carya,* etc.; otro medio, con un bosque laurifolio (*Laurus canariensis, Cinnamomum, Persea indica, Oreodaphne, Notelea, Ilex canariensis, Woodwardia,* etc.) en hábitats cálido húmedos, y un bosque esclerofilo con *Quercus ilex, Q. coccifera, Phillyrea, Buxus* y *Viburnum tinus* en hábitats más secos, y, por último, otro piso superior de coníferas con *Pinus, Sequoia, Torreya, Acer pseudoplatanus, Fagus,* etc. El haya formaba poblaciones puras extensas.

Los hallazgos de STOJANOFF y STEFANOFF (1929) en los estratos del plioceno superior de Kurilo en Bulgaria permiten también suponer una ordenación altitudinal de la vegetación. De 78 especies vegetales observadas sólo falta una docena en la actualidad. Especies como *Taxus baccata, Picea abies, Cedrus libani, Salix nigricans, Vaccinium vitis-idaea, Arctostaphylos uva-ursi* y *Lonicera nigra* indican la presencia de un piso de coníferas, al que debía superponerse un piso subalpino-alpino, tal como *Vaccinium uliginosum* y *Rhododendron myrtifolium* permiten suponer.

Los numerosos hallazgos en el delta del Rhin y junto a Kroscienko en Polonia dan puntos de referencia acerca de la composición de las comunidades vegetales del plioceno medio. SZAFER (1947) supone que el pie septentrional de los Cárpatos estaba rodeado por una zona de bosques planifolios de *Carpinus* (*C. betulus, C. laxiflora, C. minima*), *Pterocarya, Liriodendron, Liquidambar, Vitis silvestris*, etc., a la que seguía un piso de coníferas con *Picea rubra, P. abies, Tsuga, Abies*, etc. En su límite superior se encontrarían probablemente *Larix lingulata, Pinus mugo, Pinus peuce*, etc.

SZAFER intenta también, acaso por primera vez, caracterizar fitosociológicamente con más detalle los yacimientos pliocénicos de Kroscienko. Parece que ya entonces se había dado una compleja ordenación de asociaciones. La alianza del *Potamion* estaba aparentemente representada por varias asociaciones. Comunidades de las alianzas del *Phragmition* y del *Magnocaricion* con *Carex inflata, C. pseudocyperus, Cicuta virosa, Oenanthe aquatica*, etc., rodeaban las aguas estancadas. Los bosques montanos son más difíciles de interpretar, a pesar de que las alianzas del *Alno-Ulmion* y del *Fraxino-Carpinion* aparecían ya entonces esbozadas en sus líneas básicas.

SZAFER supone que la investigación de los centros relictuales de Asia oriental y Norteamérica, donde la vegetación pliocénica se ha conservado mejor que en Europa, permitiría la construcción de una moderna Paleofitosociología.

Más recientemente HORVAT (1959) ha tratado concienzudamente este problema. En base a las ricas floras pliocénicas del sureste de Europa intenta reconstruir las relaciones entre la vegetación fósil y la actual, rica en reliquias y endemismos. Según su punto de vista, en el plioceno ya estaban claramente definidas las unidades de vegetación más importantes del sur de Europa, pero eran mucho más ricas y más exuberantes que actualmente. Aunque los períodos glaciales del pleistoceno, como en la región mediterránea, hayan acabado con ciertas especies, en particular del estrato arbóreo, y a pesar de que se hayan extinguido algunas comunidades, se habían formado ya claramente entonces los *Quercetalia ilicis, Quercetalia pubescentis, Fagetalia, Piceetalia* y otros órdenes. HORVAT ha intentado también establecer las relaciones entre la vegetación reciente de los Balcanes y la pliocénica.

De la transición del plioceno al pleistoceno disponemos en Europa de una serie de floras fósiles excelentemente trabajadas, cual las floras de Reuver y Tegelen (CL. A. E. REID) en la frontera germano holandesa; la primera de ellas se sitúa actualmente en el final del plioceno, igual que la llamada flora de la cuenca del Klär cerca de Frankfurt del Main (MÄDLER, 1932), mientras que la flora de la arcilla de Tegelen (REID, l. c.), así como también la de Schwanheim cerca de Frankfurt del Main, pertenecen más bien a un período interglacial del cuaternario inferior (BAAS, 1932).

El Cromer forest bed en Inglaterra pertenece también a los períodos interglaciares más antiguos (REID), como probablemente los estratos más antiguos ricos en fósiles del perfil diluvial de Bilshausen en el Harz.

Cuaternario. Al aproximarse a la actualidad se acumulan gran número de datos acerca de comunidades vegetales fósiles. Especialmente los depósitos de arcilla y turba y los lacustres han proporcionado pilares importantes para una historia de la vegetación cuaternaria.

La vegetación cuaternaria y la flora cuaternaria que constituye su base se caracterizan por las múltiples alternaciones entre períodos fríos (períodos gla-

ciares) y cálidos (interglaciares). HEER dedujo ya la existencia de por lo menos dos períodos glaciares a partir de la flora de los lignitos suizos, ya que éstos están en parte encima y en parte debajo de morrenas, y en ellas dominan principalmente árboles, que pertenecen a la flora medioeuropea actual. PENCK y BRÜCKNER han demostrado posteriormente en su clásica obra «Die Alpen im Eiszeitalter» (= «Los Alpes en la época glaciar») la existencia de cuatro períodos glaciares (glaciaciones Günz, Mindel, Riss y Würm), tres de los cuales pueden demostrarse también con toda seguridad en la región del gran inlandsis nórdico.

Junto a los períodos interglaciares, cuya flora en Centroeuropa era muy semejante a la actual, aunque también presentase algunas diferencias florísticas —así, por ejemplo, en el último período interglaciar faltaba *Fagus silvatica,* sustituido casi totalmente por *Carpinus*—, pueden demostrarse todavía pequeñas oscilaciones climáticas, los llamados interstadios, durante los cuales sólo podían extenderse al norte de los Alpes unos pocos géneros térmicamente poco exigentes, como *Pinus, Betula, Alnus* y *Picea.* El interstadio de este tipo más conocido es la «oscilación de Alleröd», que cae dentro del último retroceso glaciar, y fue demostrada por primera vez en Dinamarca. La erupción del volcán del lago Lacher en el Eifel se produjo en la época de Alleröd. En aquella época los bosques de abedules y de pino albar llegaban hasta la región actualmente al sur del mar Báltico, pero retrocedieron tanto en el período reciente de la tundra, que muchas regiones medioeuropeas quedaron de nuevo total o parcialmente desforestadas. Esta oscilación térmica se sitúa entre 10 000 y 8800 años antes de Cristo. Las cenizas volcánicas procedentes del Eifel llegaron al oeste, centro y sur de Alemania.

FIRBAS y GRAHMANN (1928) tratan de las condiciones forestales de la baja Lusacia durante el período diluvial superior. KOZLOWSKA (1933), KULCZYNSKY (1932) y SZAFER (1938) nos informan acerca de la vegetación de *Dryas* en los estratos glaciales de Polonia.

Floras glaciales. NATHORST, en 1870, descubrió estas «floras glaciares» en los sedimentos arcillosos de pequeños lagos del sur de Suecia, que se habían formado al retroceder los hielos. Se denominan «floras de Dryas» debido a su especie más típica. Entre las especies de las floras de *Dryas* son actualmente ártico-alpinas, por ejemplo: *Dryas octopetala, Salix herbacea, Salix reticulata, Loiseleuria procumbens, Polygonum viviparum* y *Eriophorum scheuchzeri;* únicamente árticas: *Koenigia islandica*[1], *Salix polaris*[2] y *Ranunculus hyperboreus;* sólo alpinas: *Salix retusa* y *Potentilla aurea.* Simultáneamente con éstas se encuentran también especies ampliamente distribuidas en la actualidad, como *Menyanthes trifoliata,* y otras que ocupan todavía numerosos hábitats relictuales en las montañas medias, entre los Alpes y el mar Báltico, como *Betula nana* o *Empetrum nigrum.* También pertenecen a ellas especies continentales de las estepas frías. Señala su presencia, entre otros hechos, la relativa abundancia del polen de *Artemisia* en las floras glaciares. El límite polar de los bosques en aquella época transcurría a lo largo del borde norte de los países mediterráneos.

Mientras que la última gran glaciación actuó en la Europa media y septen-

---

1 Descubierta por KOPEROWA (1962) en sedimentos del Würm a 230 m al pie de los Cárpatos occidentales, como único lugar donde se ha hallado hasta ahora en la Europa media, a 1300 Km al sur de la localidad nórdica más próxima.

2 Observado actualmente con *Salix reticulata* hasta Holanda (TRALAU y ZAGWIJN, 1962).

trional de un modo destructor y en algún lugar hizo tabula rasa, la influencia del frío sobre la vegetación mediteránea fue menos intensa, aunque aquí también se dieron grandes cambios en la vegetación, ya que sólo así puede explicarse la existencia de especies nórdicas incluso en Sicilia y en la Sierra Nevada.

En el norte de Africa parece haber dominado hasta muy adentro en el Sáhara, por lo menos en las altitudes elevadas, una vegetación semejante a la mediterránea que ha perdurado hasta el neolítico.

Quézel y col. (1962) demostraron los desplazamientos cuaternarios en la flora de la región del Sáhara.

En el límite norte de la región mediterránea las reliquias terciarias se agrupan claramente hoy en día en lugares muy determinados y protegidos, generalmente en zonas de solana, mientras que los grandes valles de los ríos, puertas de la invasión de la vegetación medioeuropea procedente del norte, mantienen todavía actualmente testigos de este flujo.

Origen de las comunidades[1]. Las comunidades vegetales de la Europa media y septentrional son de formación reciente desde el punto de vista geológico. Proceden de una mezcla de unos pocos elementos autóctonos con numerosos inmigrantes nuevos. Su constitución está en íntima relación con las migraciones vegetales que han tenido lugar en el período postglacial tardío, de las que estamos algo informados por el análisis polínico. Si se relacionan los resultados del análisis polínico con las sucesiones que tienen lugar actualmente, resultan unos puntos de referencia respecto a la formación de las comunidades.

La presencia conjunta de polen de la combinación de especies características permite concluir la presencia de determinadas unidades fitosociológicas.

Los analistas del polen han establecido que la regeneración del bosque en el período de Bölling, correspondiente al principio del postglacial, ha sido iniciada comúnmente por una etapa arbustiva de *Hippophaë* y *Juniperus communis*. Con esto concuerdan totalmente las sucesiones que se están desarrollando actualmente en los suelos desnudos erosionados y en las terrazas de los ríos en los valles centroalpinos (Figs. 365 y 366, págs. 608 y 609).

La constitución de las comunidades iniciales sobre el pedregal o en las orillas de las aguas debe ser semejante a entonces, aunque la dotación de especies ha alcanzado paulatinamente por inmigración su conformación actual.

Los centros de origen y formación de los tipos de asociación podrían buscarse allí donde especies formadoras de poblaciones, o agrupaciones vegetales ricas en especies, coinciden con tipos de hábitats que se repiten frecuentemente.

Las especies constituyentes tienen aquí su óptimo y las comunidades su manifestación florística más rica. Se caracterizan por numerosas especies características y no sin frecuencia se dividen en numerosas subunidades.

Bajo esta premisa se explica la gran pobreza en especies y la ausencia de especies características de algunas comunidades de aguas y turberas en los valles de los Alpes, de situación profunda, cubiertos de hielos en la época glaciar, mientras que las mismas asociaciones ya se desarrollan bien y están bien provistas de especies características en las áreas prealpinas.

El centro de expansión, tantas veces mencionado, de la asociación de *Carex firma* debería buscarse en los Alpes del sureste. Allí es donde mejor se des-

[1] La nueva formación de comunidades bajo la actuación del hombre se considera en la página 505.

arrolla y es más rica, allí rebosa de especies características. Al avanzar hacia el norte y hacia el oeste va disminuyendo el número de especies características, hasta que casi desaparece en el Oberland bernés.

La sucesión cronológica de las comunidades en tiempos prehistóricos no es fácil de determinar. Incluso los yacimientos ricos en fósiles, bien investigados, dicen poco de las modificaciones de la vegetación que han tenido lugar en el propio lugar, ya que generalmente los restos fósiles proceden del entorno próximo o lejano y han llegado arrastrados por las aguas, el viento, o (en los estratos cuaternarios recientes) también por el hombre.

En los estratos de desechos prehistóricos se encuentran también, además de restos de plantas de cultivo, especialmente cereales, muchas especies que actualmente se cuentan entre las malas hierbas y numerosos restos de madera, en su mayor parte carbonizados. Sabido es que algunas plantas de cultivo, por ejemplo el centeno (*Secale cereale*), se considera que inicialmente acompañaron al hombre como malas hierbas de los cereales (NETOLITZKY, THELLUNG, SCHIEMANN, JESSEN y HELBAEK, K. y F. BERTSCH, SCHWANITZ).

Sedimentos turbosos y lacustres. La mejor manera de reconstruir la evolución de la vegetación de las turberas a lo largo del tiempo es a través de los hallazgos de frutos, semillas y hojas en el perfil de la turbera, pero especialmente mediante la composición específica de los propios horizontes de la turba, que corresponde a la vegetación local entónces dominante. En muchos casos pueden reconstruirse sucesiones completas de turberas, lo que conduce a la Singenética.

G. ANDERSON (1896) da indicaciones sobre la utilización y determinación de la turba y de sus fósiles. Para que las muestras de turba puedan investigarse no deben secarse nunca totalmente. Se les quita el lodo. Los tipos oscuros de turba se aclaran con algo de ácido nítrico, que facilita su desintegración. Los restos vegetales, como semillas, hojas pequeñas, etc., pueden entonces separarse con un pincel o unas pinzas. Para determinar los restos de madera son frecuentemente necesarios los cortes con el micrótomo.

BEIJERINCK (1929 a 1931) indica un tratamiento excelente de los yacimientos subfósiles en la turba reciente de la costa holandesa. En base a sus investigaciones pudo demostrar cómo tenía lugar la sustitución, paso a paso, de las lagunas de agua dulce, vegetación de turbera alta y vegetación forestal por las comunidades de halófitos, hasta que finalmente el hombre estuvo obligado a proteger mediante diques y terraplenes las tierras en desaparición constante.

En algunos sedimentos lacustres ricos en fósiles puede reconstruirse el proceso de colmatación y con ello la transformación del tipo lacustre desde el lago oligotrófico al eutrófico o al distrófico. Esto puede determinarse sobre todo mediante el plancton vegetal o animal fósil, incluso después de muchos millares de años. Por ejemplo, en el reconocimiento del elevado contenido original en sal en la epirogénesis postglaciar de Escandinavia y Finlandia, juegan las diatomeas un importante papel. Allí se formaban constantemente nuevos lagos, que a lo largo del tiempo se van desalinizando y colmatando.

Análisis polínico. El análisis del polen proporciona los documentos más importantes acerca de la vegetación de las épocas de la Tierra recientemente transcurridas, así como su cronología. El estudio del polen en depósitos biógenas y minerógenas se ha constituido en los últimos decenios en una rama especial de la ciencia.

VON POST, ERDTMAN, FIRBAS, IVERSEN y otros muchos han afinado los mé-

todos del análisis polínico, y hoy día es posible caracterizar en gran parte de Europa las épocas forestales que se suceden en el tiempo desde el último máximo de la glaciación (alrededor de 15 000 años). El marco trazado de nuestro trabajo no permite que profundicemos más en los métodos del análisis polínico. Remitimos a los trabajos sintéticos de ERDTMAN (1943), GODWIN (1934, 1947), LEMÉE (1948) y FIRBAS (1949).

Para la comprensión del método digamos únicamente que la turba ácida y el humus bruto, así como los sedimentos límnicos e incluso los depósitos ricos en cal, como los travertinos, no sólo conservan los frutos, semillas, restos foliares y madera, sino que también los granos de polen y las esporas, especialmente aquellos con paredes externas muy resistentes, la llamada exina. La exina, constituida a su vez por distintas capas, es especialmente rica en estructuras para cuyo estudio se recurre también actualmente al microscopio electrónico [1], sobre todo en los lugares preformados para la salida del tubo polínico. En la vegetación medioeuropea, por ejemplo, caen anualmente algunos miles de granos de polen por centímetro cuadrado de superficie del suelo, de los que naturalmente sólo se conserva una parte. La fracción que corresponda a cada taxon sistemático (especies, géneros, familias) depende de la determinabilidad específica de sus granos de polen, que, tal como se ha dicho, reside en primer lugar en la constitución de la exina. Los distintos granos de polen se determinan al microscopio después de la preparación correspondiente de las muestras con KOH, FH o por acetólisis, se cuentan, y se representa gráficamente el porcentaje de cada clase dentro de la suma del polen de los árboles forestales (sin *Corylus,* según el ejemplo de POST). No obstante, pueden servir también como suma básica todos los granos de polen de algún modo determinables, esto es, el polen de árboles (PA) y el de plantas no arbóreas (PNA). Representado gráficamente con símbolos determinados, el diagrama polínico expresa las modificaciones de la frecuencia relativa del polen de una muestra a otra a lo largo del tiempo. Como ejemplo de diagramas polínicos damos las figuras 416 y 417.

Hasta qué punto la precipitación de polen refleja la vegetación de que proviene puede juzgarse si se compara el contenido en polen de los horizontes superiores de una turbera, o de otro substrato que conserve el polen, con el porcentaje de las distintas especies de la vegetación actual (véase tabla 84). Así se ve siempre, que el contenido en polen sólo puede dar una imagen distorsionada de la vegetación. Resulta especialmente provechoso cuando se dispone para la comparación de mapas geológicos y edáficos del entorno próximo y lejano, y sobre todo también de mapas de la vegetación, siendo los mejores aquellos de la vegetación potencial «natural».

TÜXEN (1933) ha dado ideas esenciales generales respecto a estas cuestiones. A BUCHWALD y LOSERT, SCHWICKERATH (1954), TRAUTMANN, etc., les debemos más recientemente otros ilustrativos ejemplos para el estudio de las relaciones entre la vegetación actual y su historia posterior a la época glaciar. Acerca de la formación de estos conceptos, véase también TÜXEN, 1956. Aquí se trata sobre todo de la cuestión de hasta qué punto el hombre ha modificado irreversiblemente los hábitats a través de sus instalaciones y de la explotación de la vegetación. Un ejemplo clásico de esto son los depósitos de limo en las riberas, que se ha formado muchas veces a consecuencia de la erosión de los depósitos de loes de las laderas del valle y de antiguas terrazas (NATTERMANN).

---

[1] S. HESLOP-HARRISON, *Origin of Exine,* Nature 195, 1962.

Producción de polen. Un tratamiento crítico de los yacimientos poliníferos y su representación en diagramas precisa la consideración de la distinta intensidad de producción de polen por las diferentes especies o géneros (F. POHL, 1937; REMPE, 1937). Según esto, pueden establecerse los siguientes grupos:

I. Gran producción de polen; la especie está por ello representada en exceso en el diagrama polínico: *Corylus, Pinus* en la mayoría de los casos, *Alnus, Betula.*

II. Producción media de polen; las especies están representadas con un pequeño exceso o defecto: *Abies, Carpinus, Picea.*

III. Baja producción de polen; generalmente las especies están representadas en una cantidad considerablemente menor a la que les correspondería: *Fagus, Quercus, Castanea, Ulmus?, Tilia, Salix* (*Larix, Acer*).

Diseminación del polen. BREMOVNA y SOBOLEWSKA (1939) han investigado la precipitación de polen en el bosque virgen de Bialowieza. En las pequeñas turberas del interior del bosque corresponde exactamente a la composición del bosque a su alrededor, mientras que en las grandes turberas está muy influida por los árboles que aparecen localmente y por el transporte desde lejos, y no puede servir por ello para representar la composición del bosque vecino.

Las investigaciones comparativas de IVERSEN indican hasta qué punto en condiciones favorables en una región pobre en especies, como Groenlandia occidental, puede deducirse la vegetación circundante a partir de la precipitación anual. Comparó los contajes de polen en la Gyttja reciente con la representación proporcional de especies en la vegetación actual, y obtuvo el cuadro expresado en la tabla 84.

Ejemplos de algunas fuentes de error en el análisis polínico nos los brindan ciertos trabajos que se ocupan de la precipitación actual de polen. Así, LÜDI y VARESCHI mostraron en Davos que la precipitación de polen puede ser muy distinta de un año a otro. Por ejemplo, la proporción de polen de picea fue en 1934 de 37,6% y en 1935 de 7,0%, mientras que la de pino albar fue en 1934 de 40,5% y en 1935 de 75,4%. Según VIÉITEZ CORTIZO, de Santiago, Galicia,

TABLA 84. *Precipitación de polen y composición de la vegetación en Godthab, en la Groenlandia occidental* (según IVERSEN, 1947)

	Alnus	*Salix*	*Betula nana*	*Empetrum hermaphroditum*	*Ericaceae*	*Gramineae*	*Cyperaceae*	*Artemisia*
Localidad A								
Análisis polínico de la gyttja reciente (%)	13	6	56	6	5	3	10	1
Composición de la vegetación A (%)	3	13	19	6	26	11	22	×
Localidad B								
Análisis polínico de la gyttja reciente (%)	10	6	58	5	4	5	12	5
Composición de la vegetación B (%)	5	12	33	5	16	13	17	×

el polen de *Pinus pinaster* en 1946 tenía una importancia muy secundaria, a pesar de que domina en los bosques del entorno de Santiago.

En base a los análisis polínicos del hielo del glaciar de Aletsch VARESCHI (1935) llega a la conclusión de que el espectro polínico sólo refleja de un modo grosero al bosque circundante, y que incluso la vegetación de un lugar a 20 km de distancia puede distorsionar unilateralmente el cuadro total mediante su diseminación de polen.

Cuantas más especies y géneros puedan determinarse por su polen fósil, más interés gana el análisis polínico. En los últimos tiempos se ha conseguido clasificar también hasta nivel de género el polen de una serie de plantas herbáceas, y en algún caso incluso se ha llegado a nivel de especie. Ha resultado que ya durante el período postglaciar de la tundra, géneros como *Artemisia, Rumex, Thalictrum* y *Helianthemum* habían alcanzado una amplia difusión en Europa occidental. En el caso de *Helianthemum* se trata principalmente del *H. alpestre* alpino-subalpino, y en el de *Artemisia* probablemente de *A. campestris* y *A. vulgaris,* quizá también de *A. absinthium, A. rupestris* y *A. oelandica.*

Análisis polínico y evolución de las comunidades. El análisis polínico dibuja un cuadro cada vez más claro de las grandes sucesiones climáticas y de vegetación postglaciares, pero su utilización para la investigación de las sucesiones es todavía muy limitada, ya que el polen sólo es en parte autóctono, depositado en el lugar de su formación, y en gran parte alóctono, arrastrado por el viento, procedente por ello de distintas comunidades vegetales que han existido simultáneamente en las cercanías.

Es necesaria una consideración simultánea del número de estratos y su sucesión, de los restos vegetales y demás macrofósiles para que sea posible extraer conclusiones acerca de la sucesión de la vegetación que ha tenido lugar en el mismo lugar. El trabajo realizado por FIRBAS y col. (1948) acerca de las turberas de los Vosgos da ejemplos de ello.

Si en una región delimitada se encuentran varios o muchos espectros polínicos coincidentes en su desarrollo con horizontes de igual edad, puede reconstruirse, por lo menos a grandes trazos, los cuadros forestales sucesivos, teniendo en cuenta las limitaciones antes citadas.

Diagramas polínicos. Los resultados del análisis polínico se representan gráficamente en los diagramas polínicos. Inicialmente, estos diagramas se referían casi exclusivamente al polen de los árboles. Un diagrama polínico de este tipo, de árboles, con *Corylus,* del este de Holanda, es el que da BEIJERINCK (Fig. 416).

Se ve cómo en el diagrama unos árboles dominan después de otros y cómo por ello y por los aumentos y descensos, a menudo muy bruscos de las proporciones en que intervengan las distintas especies, es posible dividir el diagrama en partes diferentes.

(En ordenadas se representa la profundidad a que se tomaron las muestras y la estratigrafía; en abscisas, los porcentajes del polen de los árboles, así como de *Corylus*).

Ultimamente los diagramas polínicos no sólo diferencian entre polen de árboles y de plantas no arbóreas, sino que también lo hacen entre polen de gramíneas y ciperáceas, polen de *Artemisia* y de *Helianthemum,* entre otros, la densidad del polen, así como restos vegetales grandes importantes para la dotación. Tomamos de G. LANG (1952) un excelente ejemplo de un moderno diagrama polínico (Fig. 417).

Las proporciones de polen se representan como porcentaje de una suma de polen de los árboles, de *Corylus* y del polen de las plantas no arbóreas (sin las acuáticas). A la izquierda se representan la profundidad en la turbera, los distintos estratos estudiados y los distintos períodos. Los elevados valores del polen de las plantas no arbóreas con relación al de los árboles demuestran la poca

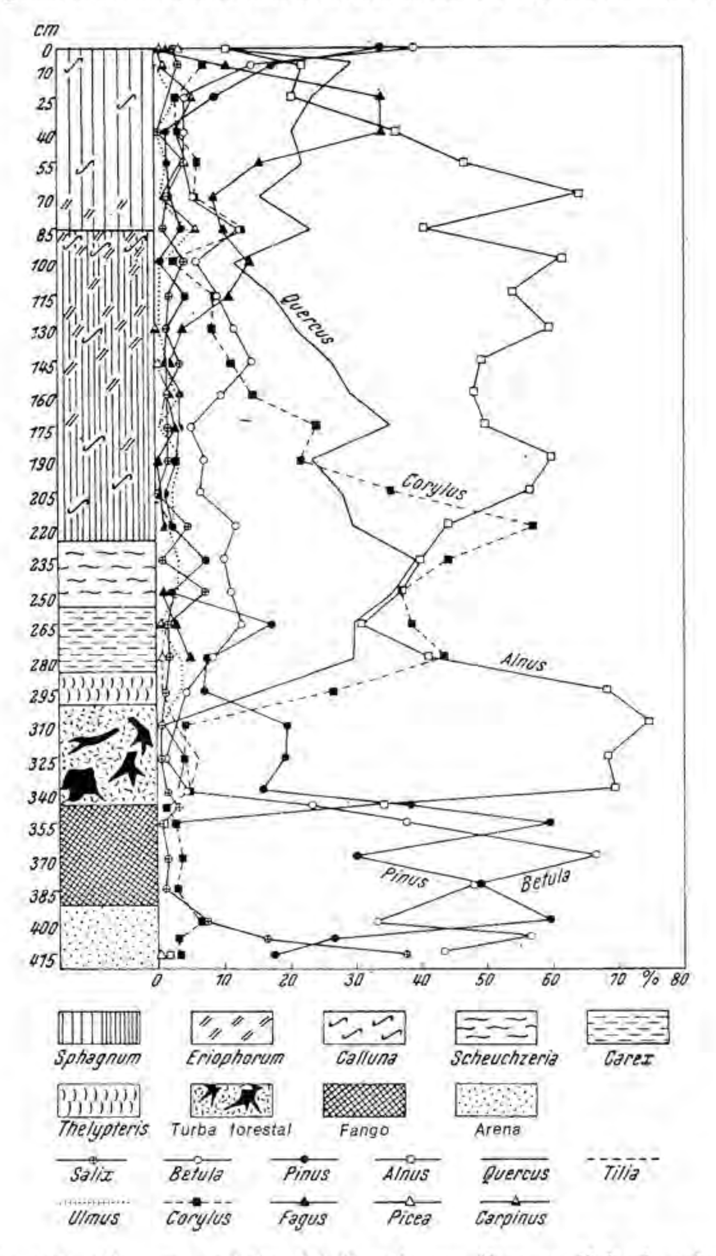


FIG. 416. Diagrama polínico del Korenburger Veen en Holanda oriental (según BEIJERINCK).

densidad forestal, cuando no la falta total de bosques en la región durante la época tardiglacial antigua. El gran valor del abedul en el período de *Betula* (1 b) corresponde a la formación de una zona de abedules al acercarse el bosque. Simultáneamente se encuentran casi en cada muestra algunos granos de polen de *Hippophaë*. Los valores de *Betula* en la parte más reciente de 1 a deberían, tal como muestran los numerosos restos grandes de *Betula nana,* corresponder en parte a poblaciones de esta especie. En los segmentos superiores domina el polen de *Pinus,* frecuentemente con más del 90%. Las muestras superiores pertenecen ya al inicio de la época tardiglacial. El diagrama muestra sobre todo la importancia de los restos grandes (hojas, madera, semillas y frutos) para una valoración crítica.

Datación. Sólo puede realizarse una interpretación satisfactoria de los diagramas polínicos cuando se hayan datado los períodos forestales que en ellos se manifiestan, y los demás sucesos de la historia de la vegetación, y cuando se puedan enlazar con ellos. Esto es posible de distintos modos.

1. Por contaje de estratos anuales en los sedimentos glaciales, que se han formado en el borde del hielo al retraerse el inlandsis (la llamada cronología de las varvas por De Geer en Suecia, y trabajos semejantes de Sauramo en Finlandia). En casos más raros se forman también estos estratos anuales en los lagos profundos y tranquilos (Welten, 1944).
2. Por el contenido en carbono radiactivo (C^{14}) en la materia orgánica que debe datarse (madera, turba, defecaciones). El contenido en C^{14} disminuye con la edad de un modo medible. En el estado técnico actual de este método es utilizable hasta una época que se remonte aproximadamente a 45 000 ó 50 000 años.
3. Por ordenación respecto a sedimentos volcánicos, cenizas volcánicas, que pueden atribuirse petrográficamente con certeza a erupciones determinadas (Auer, 1933, en la Tierra del Fuego, en Patagonia, etc.). La erupción volcánica del Laachersee, ya mencionada (véase pág. 676), que cae en medio del período de Alleröd, permite reunir horizontes de esta época en parajes distintos.
4. Por la relación con hallazgos prehistóricos, cuya edad se conoce por la tipología prehistórica, y que se encuentran incluidos en sedimentos que contienen polen.
5. Por modificaciones climáticas demostrables mediante los diagramas polínicos. Aquí se incluye el período reciente de la tundra, citado en la pág. 686, o la época de Dryas. Otra modificación climática sobresaliente es el período cálido postglacial. Durante este período numerosas plantas y animales de las aguas dulces, así como de las saladas, alcanzaron límites de distribución mucho más cercanos a los polos que los actuales, y altitudes varios centenares de metros superiores en las montañas (por ejemplo, polen de avellano en el alto Harz hasta por lo menos 1044 m); actualmente este arbusto se presenta hasta unos 500 m; polen de *Stratiotes* a 1540 m en los Grisones meridionales (Zoller, 1960). El límite del bosque en los Alpes berneses discurría unos 200 m por encima del actual (Welten, 1958).

Según Von Post, el postglacial sobre toda la tierra puede dividirse en tres períodos, caracterizados por la dominancia o expansión preeminente de determinadas especies vegetales, que pueden denominarse, por tanto, especies arqueocráticas, mesocráticas y telocráticas. (Con respecto a la denominación, véase también Firbas, 1949).

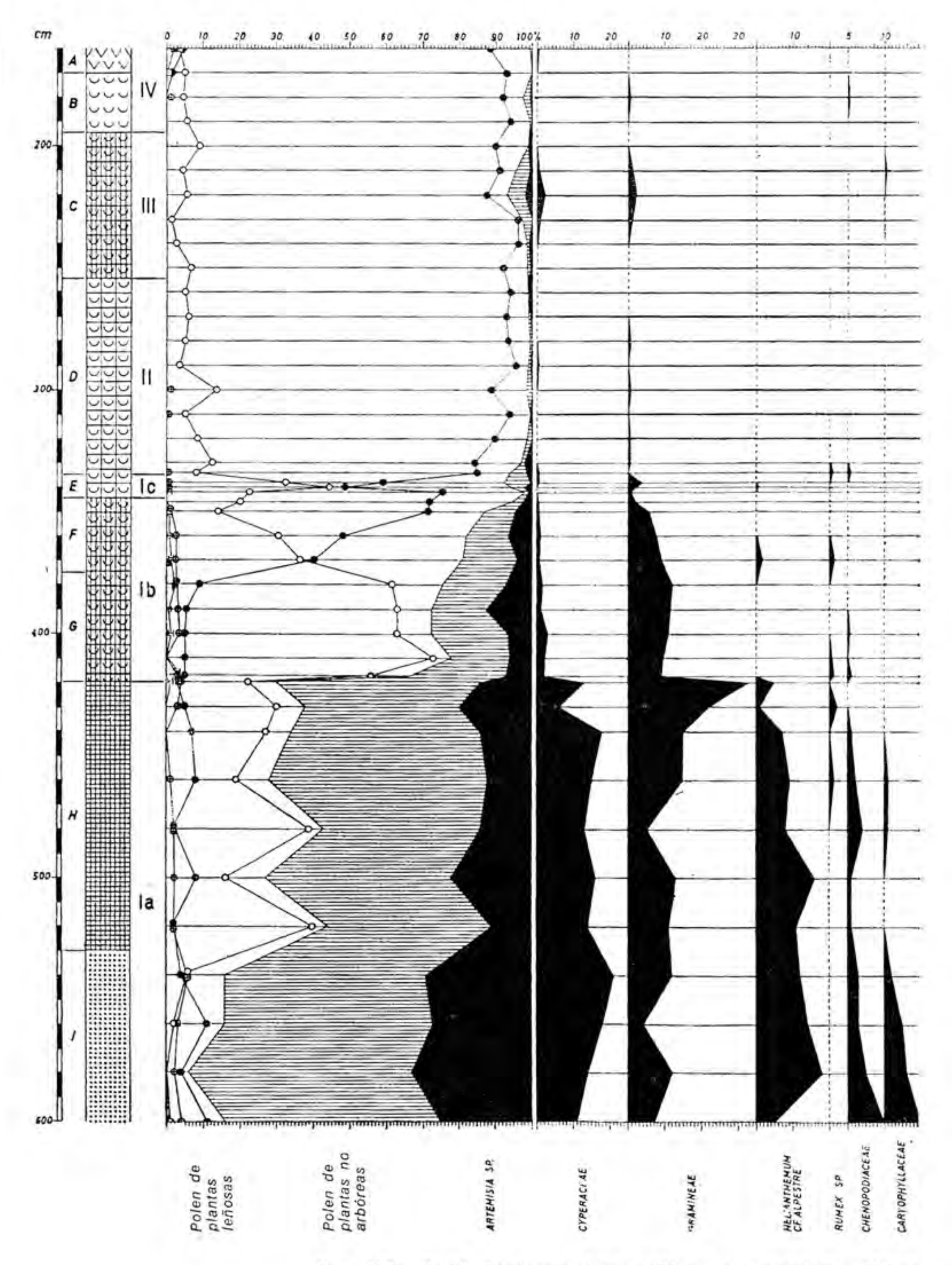


FIG. 417. Perfil del lago Schlein, 475 m, entorno hasta 530 m.

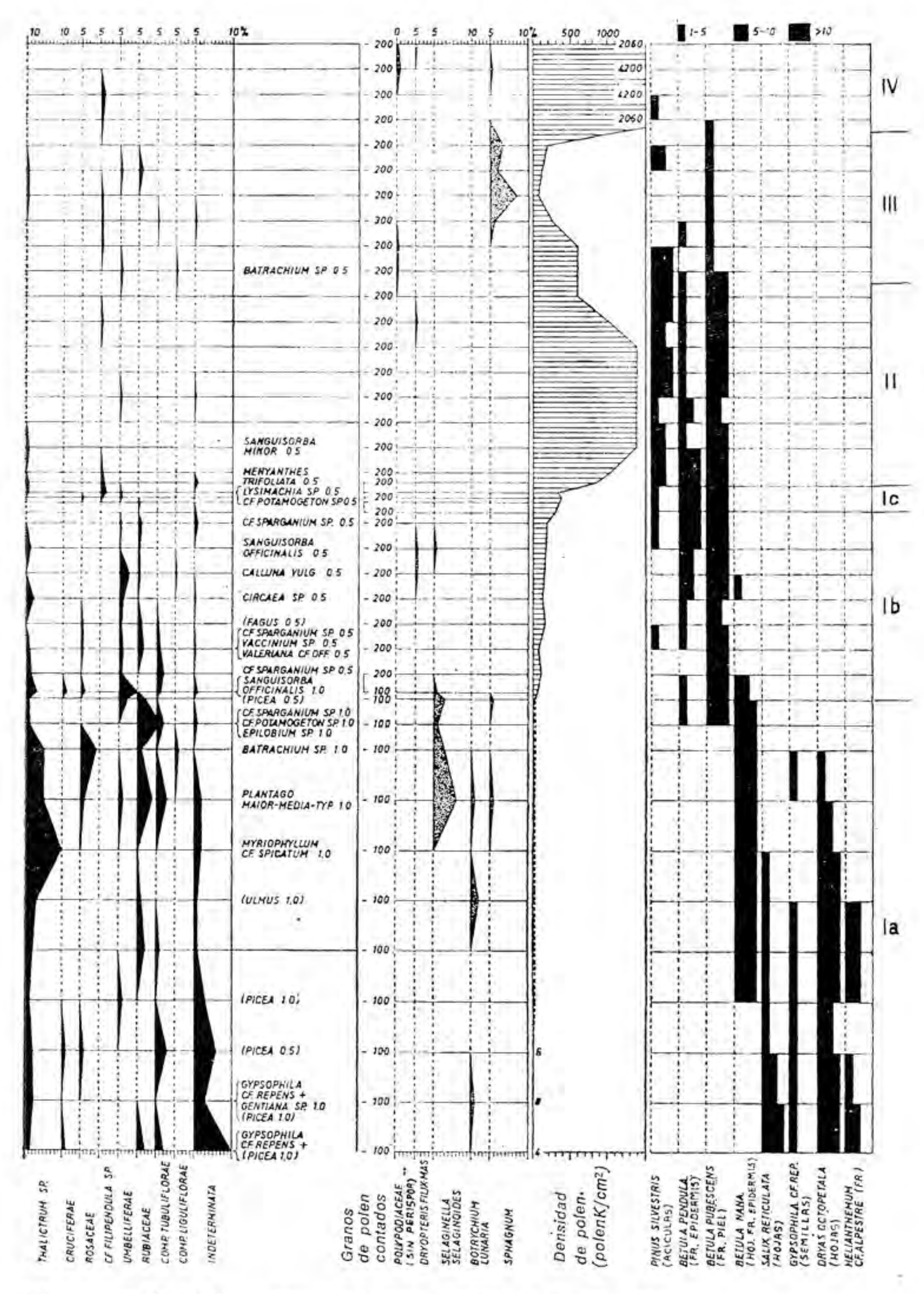


Diagrama polínico, de esporas y de restos grandes (G. LANG, 1952).

Si pueden datarse con más precisión los resultados del análisis polínico, mediante hallazgos de maderas, testigos prehistóricos (artefactos, tumbas, etc.), o restos animales o vegetales, entonces es posible su intercalación en el esquema temporal prehistórico.

Visión cronológica de conjunto de los períodos forestales postglaciales. El cuadro sinóptico de FIRBAS (tabla 85) da un amplio esquema de los períodos climáticos y forestales que se sucedieron en la Europa media a lo largo de los tiempos tardiglacial y postglacial.

TABLA 85. *Cuadro de la historia forestal medioeuropea en los tiempos tardiglacial y postglacial* (según FIRBAS, 1962)

Límite probable de los períodos	Períodos (climatológicos y nomenclatura, según Blytt-Sernander)		Desarrollo de los bosques en la Europa central	Períodos prehistóricos	Desarrollo del Báltico y retirada de los hielos continentales
Epoca actual	**Postglacial**	Período postcálido (subatlántico)	Bosques en explotación Período del haya	Período histórico Período de La Tène	Mar de *Mya*
Aprox. de 500 a 800 años a. de J.		— Empeora- — miento del clima Período cálido final (subboreal)	Tránsito del período del robledal mixto al del haya	Edad del bronce Neolítico	Mar de *Limnaea*
Unos 3000 años a. de J.		Período cálido medio (atlántico)	Período del robledal mixto		Mar de *Litorina*
Unos 5000 años a. de J.		Período cálido inicial (boreal)	Período del avellano y período inicial del robledal mixto	Mesolítico	Lago de *Ancylus* (se funden los últimos restos de hielo)
	Tardiglacial	Período precálido	Período del abedul y del pino albar		Mar de *Yoldia*
Unos 8000 años a. de J.		Período reciente de la tundra	Período de escasos bosques	.... ?	(Borde de los hielos en el centro de Suecia) Lago báltico de hielo
Unos 9000 años a. de J.		Período de Alleröd	Período del abedul y del pino albar		
Unos 10 000 años a. de J.		Período antiguo de la tundra	Período sin bosques	Paleolítico (Magdaleniense)	
Unos 18 000 años a. de J.		Período glacial			Borde de los hielos en el norte de Alemania

1. Período del abedul y del pino albar. Durante los primeros tiempos de retroceso de los hielos las tierras permanecieron en su mayor parte todavía sin bosques; pero más tarde se desarrollaron en ellas los primeros árboles y se formaron bosques de abedules (especialmente en el oeste y el noroeste) y pinares de *Pinus silvestris* (sobre todo en el este y sudeste). El aspecto del país se parecía, pues, al actual del oeste de Laponia; y como ciertas especies termófobas de las montañas y del norte, como *Betula nana* y *Empetrum*, eran todavía frecuentes en tierra baja, es evidente que el clima tenía que ser aún marcadamente frío; después de un primer avance del bosque, que penetró hasta el Báltico («oscilación de Alleröd») sobrevino, poco antes del comienzo del período postglacial, todavía otra fuerte retirada de los bosques («período reciente de la tundra»).

2. Período del avellano. Al empezar la época postglacial (después de la retirada de los hielos continentales más allá de las morrenas delanteras de la Suecia central, unos 8000 años antes de Jesucristo), el clima se volvió más cálido y particularmente en la Alemania occidental y en las montañas del centro de la misma, pronto se pudo desarrollar en masa el avellano; a éste siguieron luego otros árboles más exigentes respecto al calor de verano, como los robles, olmos, tilos, arces y fresnos, y en último término alisos y abetos rojos. Así, los bosques de abedules y pinos albares fueron perdiendo terreno poco a poco. La parte meridional del mar del Norte y la occidental del Báltico eran entonces todavía tierra firme.

3. Período de los robledales mixtos. En este período predominan el roble y el cortejo de sus acompañantes; los pinares de *Pinus silvestris*, lo propio que hoy, quedan ya circunscritos a los suelos arenosos pobres. En las bajuras, no obstante, cada vez de carácter más palustre, se difundían los alisos, al paso que los abetos rojos cubrían las montañas orientales de mediana altitud hasta el Harz, así como la parte oriental de los Alpes y los Cárpatos.

4. Período del haya. A medida que en este período iban extendiéndose las hayas, los abetos y los carpes, retrocedían los robledales mixtos ante su empuje, e incluso los bosques de las montañas eran conquistados de manera cada vez más completa. Estos últimos se transformaban así, en su mayor parte, en bosques mixtos de hayas y abetos comunes y rojos, y en los pisos inferiores, así como en las más bajas montañas medias del Noroeste, dominaba, sobre todo, el haya, y según en qué puntos el carpe (por ejemplo, en la Prusia oriental). Durante el último milenio, finalmente, la faz de los bosques empezó a modificarse por la acción cada vez más intensa del hombre.

Numerosos hallazgos de maderas y de frutos de vegetales leñosos termófilos a unos 100 m por encima de sus límites altitudinales de los tiempos presentes (avellanas, por ejemplo, en el Harz, a 1000 m de altitud), y en el norte de Europa también mucho más allá de sus actuales fronteras polares, así como los correspondientes desplazamientos del límite superior de los bosques y de las áreas de las plantas acuáticas y palustres termófilas (como *Phragmites*, diversas especies de *Najas*, *Trapa natans*, la ciperácea *Cladium mariscus*), de ciertos animales terrícolas y de determinados moluscos marinos, todo ello demuestra que tanto las plantas como los animales podían criarse durante el período del avellano y de los robles mixtos, y aún todavía en los primeros tiempos del período del haya, allí donde hoy, por la menor benignidad del clima no sería posible que medrasen. Por esta razón se designan aquellos tiempos con el nombre de «período cálido postglacial». Sólo entre los 800 y 500 años antes de Jesucristo el «empeoramiento climático postglacial» condujo a un tipo de clima correspondiente, poco más o menos, al actual.

L. Von Post ha expuesto en su comunicación «Vega» (1944) la importante parte que corresponde al análisis polínico en la edificación de la historia climática en las épocas más recientes de la historia de la Tierra.

CAPITULO SEPTIMO

DISTRIBUCION DE LAS COMUNIDADES (SINCOROLOGIA)

Actualmente se conoce a grandes rasgos la distribución geográfica de las grandes unidades fisionómicas de vegetación, grupos y clases de formaciones; revisiones que abarcan toda la Tierra o grandes regiones de ella nos las brindan GRISEBACH (1872), quien en 1835 definió por primera vez el concepto de formación vegetal, SCHIMPER (1898), cuya representación llena de color abarca los tipos de formación más importantes, y BROCKMANN y RÜBEL (1912) con su división de la vegetación según el punto de vista ecológico y fisiológico.

Profundizan más en los detalles de la distribución las nuevas revisiones de ALECHIN (1950, en Rusia), SCHMITHÜSEN (1959, 1961) y WALTER (1962).

Ha avanzado mucho menos el conocimiento de las áreas de las unidades de vegetación florísticamente definidas, alianzas, órdenes y clases.

SCHMITHÜSEN, profesor de Geografía en la Universidad del Sarre, se ha propuesto recientemente interpretar también la ordenación espacial de la vegetación según unidades florísticas, resaltando las condiciones del hábitat, el pasado histórico y la influencia humana y animal, y distribuirlas en el ámbito del paisaje geográfico según los resultados actuales de la investigación. Recomendamos también encarecidamente al fitosociólogo su «Vegetationsgeographie» («Geografía de la vegetación»).

El trabajo da una clara visión de conjunto de la ordenación geográfica de la vegetación en la Tierra, que gracias a la formación fitosociológica del autor es tan útil para el geógrafo como para el fitosociólogo.

Corología de los táxones. La corología de los táxones y de la vegetación están muy relacionadas y se ayudan mutuamente.

Especialmente a MEUSEL (1943, 1953, 1959, 1960) y a HULTÉN (1950, 1962) les debemos valiosas aportaciones acerca de la distribución de los táxones.

El área de las comunidades se complementa al considerar también la distribución de los táxones. El estudio de la distribución de las especies características revela relaciones sociológicas muy profundas.

Resaltan conclusiones acerca del pasado histórico de las comunidades; se facilita también su delimitación y ordenación taxonómica en el sistema.

El grupo endémico de especies características del hayedo siciliano (*Lamium flexuosum* Ten., *Anthriscus silvestris* Hoffm. var. *nemorosa* Spr., *Milium vernale* M. R., *Euphorbia amygdaloides* L. var. *montana* Lojac., *Myosotis elongata* Strobl, *Galium ellipticum* Willd.) otorga a este bosque el carácter de asociación especial que debe separarse de las comunidades continentales del *Fagion* (A. HOFMANN, 1961).

A) Ordenación espacial de las comunidades vegetales

Las comunidades vegetales, consideradas en grandes espacios, están ordenadas en mosaicos o en zonas. La ordenación en zonas en las montañas, en las que el hombre no ha alterado la distribución natural de la vegetación o por lo menos no lo ha hecho esencialmente, es la que está delimitada con más claridad.

Ya los padres de la Fitogeografía han reconocido y diferenciado las zonas de vegetación.

Pisos altitudinales. ALBRECHT VON HALLER (1768) da una primera descripción de los pisos de vegetación en las montañas en su importantísima *Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata.* Según las modificaciones más aparentes en la vegetación distingue en los Alpes suizos seis zonas altitudinales («regiones»), que corresponden aún, más o menos, a las actualmente válidas. La división en pisos de la vegetación del sur de Francia, realizada por GIRAUD-SOULAVIE (1783), tiene una base semejante.

SENDTNER establece un criterio más riguroso para el reconocimiento y delimitación de las «regiones vegetales» (zonas altitudinales) en su interpretación de las condiciones de vegetación del sur de Baviera (1854). Según su punto de vista, para su determinación han de establecerse con toda seguridad los límites altitudinales de todas las especies vegetales de una región. Los límites entre los pisos deberían establecerse allí, «donde aparecen las mayores diferencias en el carácter de la vegetación, esto es, donde aparece la mayoría de las especies nuevas y donde, por ello, desaparecen las anteriores». Este método, complicado, sólo aparentemente exacto y con algunas fuentes de error, ha tenido desde entonces poca aceptación. BROCKMANN-JEROSCH (1907) lo ha utilizado en Suiza para la determinación de los pisos altitudinales en el Puschlav.

LEBRUN (1960) se basa en un método florístico semejante para la distinción de pisos altitudinales en las altas montañas congoleñas.

Distribuye la flora de espermatófitos en los siguientes grupos ecológicos: plantas de hábitats áridos, plantas de sabana, esclerófitos, especies nitrófilas, especies tropicales, forestales en su mayoría, plantas marcadamente orófilas y especies pertenecientes a familias de climas templados.

Según la distribución altitudinal de estos grupos se diferencian cuatro pisos de vegetación:

piso submontano hasta unos 1750 m,
piso montano de la pluviisilva hasta 2600 m,
piso subalpino de los esclerofilos hasta 3750 m,
piso afroalpino por encima de los 3750 m.

La delimitación de pisos altitudinales en los Andes tropicales de Sudamérica, según ELLENBERG (1959), permite distinguir siete formaciones vegetales definidas fisionómicamente y determinadas por el clima:

pluviisilva de la tierra baja,
pluviisilva montana (hasta 800 m),
selva nebulosa rica en epífitos hasta 2000 m,
bosque esclerofilo hasta 3200 m,
matorral de Prolepis hasta 4000 m,
estepa orofítica hasta 4600 m,
piso de las plantas en almohadilla por encima de los 4600 m.

El límite superior del bosque esclerofilo discurre aquí unos 500 m más abajo que en la región del Congo.

Si las comunidades finales climáticamente determinadas están todavía relativamente enteras y si su distribución natural es reconocible, la forma más fácil de delimitar los pisos altitudinales es mediante las comunidades climácicas, y para denominar los pisos principales se recurre a los nombres de las comunidades climácicas.

Esto tiene, no obstante, algunas dificultades en ciertas regiones tropicales (véase LEBRUN, l. c.) o en Australia meridional, donde aparecen en todos los pisos altitudinales especies no fácilmente diferenciables de un mismo género como dominantes climácicas. Según WALTER (1960), en la cumbre más alta de

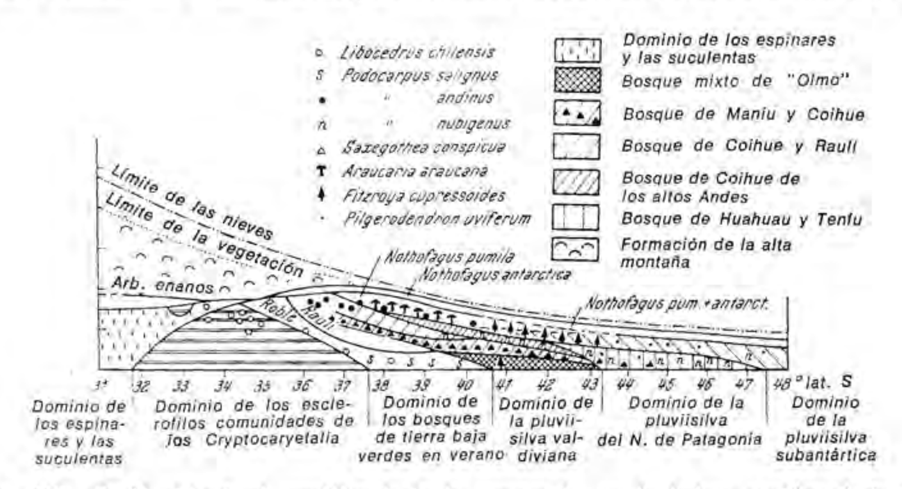


FIG. 418. Perfil altitudinal meridional de la vegetación en la ladera occidental de los Andes chilenos (según SCHMITHÜSEN, 1960).

Australia, el Mount Kosziusko granítico (2236 m), el bosque está formado exclusivamente por especies de *Eucalyptus* hasta el límite forestal (a 1950 m). Por encima le siguen, igual que en Nueva Zelanda, un pastizal alpino de gramíneas de tussock densamente fasciculadas (especies de *Festuca*, de *Danthonia* y de *Poa*), que en Nueva Zelanda penetran desde arriba en el piso del bosque de *Nothofagus* (CONNOR, 1961).

El perfil de la vegetación dibujado por SCHMITHÜSEN para los Andes chilenos (Fig. 418) da un ejemplo complicado de la ordenación de pisos altitudinales bajo influencias cambiantes de calor, humedad y latitud.

Para la delimitación de los pisos altitudinales en los Cevennes meridionales nos basamos nosotros, ya en 1915, en los límites de las asociaciones más importantes. Se diferencian tres pisos altitudinales, que a grandes rasgos se corresponden con los bosques climácicos (Fig. 419).

A. Piso de la encina hasta 600 m;
B. Piso del roble pubescente hasta 1000 m;
C. Piso del haya hasta las crestas.

Tan sólo cuando la superficie del suelo se eleva muy lentamente pueden imbricarse a veces las zonas horizontales y verticales de vegetación.

El número de pisos altitudinales claramente diferenciados aumenta con la altitud de la montaña y con la proximidad al ecuador, aunque también pueda darse otras causas que se oponen a la regla, como son el número y la distribución vertical de las comunidades climácicas presentes (Fig. 418).

«Horizonte» es la mejor manera de designar las subdivisiones de los amplios pisos altitudinales. Al piso de pícea de los Alpes septentrionales le rodea por la parte alta en algunos lugares un horizonte de *Alnus viridis* (Fig. 344, página 579); el piso del haya de Auvernia y de los altos Cevennes concluye en su parte superior por un estrecho horizonte de *Sorbus* y *Betula*.

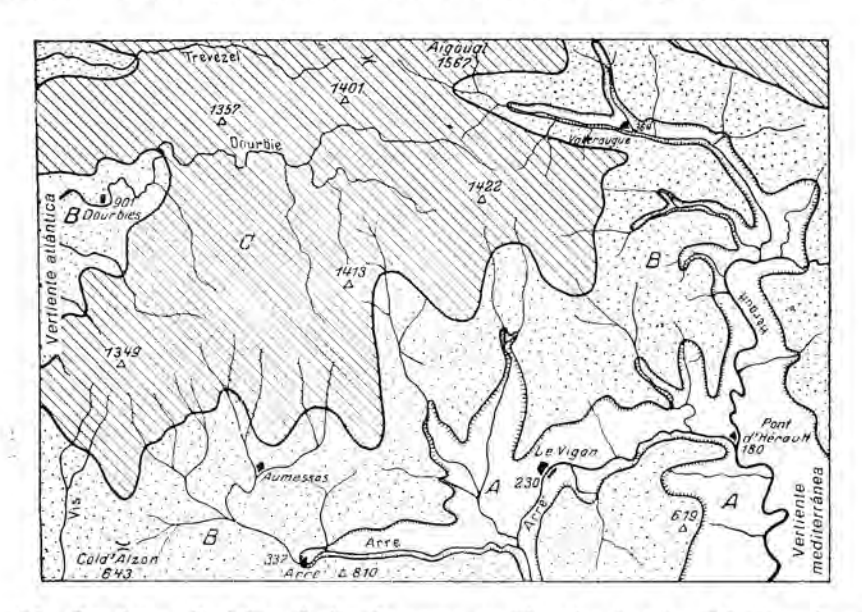


FIG. 419. Dominios climácicos de los Cevennes meridionales (macizo del Aigoual). *A* Dominio climácico del *Quercion ilicis* (hasta 600 m), *B* del *Quercion pubescenti-petraeae* (hasta 1000 m), *C del Fagion silvaticae* (hasta 1560 m).

Deben utilizarse con precaución las denominaciones generales de pisos como colino, montano, subalpino y alpino, siendo la mejor manera de hacerlo en combinación con una denominación de la vegetación, cual piso subalpino del bosque de picea y piso alpino del pastizal. No resulta superflua, sin embargo, una definición exacta del piso concreto.

Los pisos altitudinales son zonas bioclimáticas de vegetación. Resulta, por tanto, problemático querer establecer un paralelismo entre pisos de vegetación de montañas muy alejadas, como pueden ser los Alpes y las altas montañas escandinavas. Ya se dan diferencias manifiestas en la distribución de los pisos en los Alpes occidentales, orientales, meridionales, centrales y septentrionales y los desplazamientos de los límites altitudinales no se dan siempre en una misma dirección determinada, ni puede admitirse que los pisos de vegetación de las distintas regiones se sustituyen.

El curso del límite del bosque tampoco es una línea bioclimáticamente homogénea.

Inversión de pisos. Se produce una inversión de los pisos de la vegetación en las gargantas, en las laderas de umbría pendientes y en las cuencas de aire frío, cuyo borde superior recibe luz y más calor que el fondo del valle (véase página 234).

G. BECK expone ya que en las dolinas cársticas con larga inivación se suceden, de arriba a abajo, primero el bosque de *Picea abies*, luego el matorral achaparrado y luego rododendros y plantas rupícolas alpinas.

I. HORVAT (1961, véase pág. 243) da una minuciosa descripción de esta inversión en las hondonadas frías. Fenómenos semejantes se nos presentan también en las laderas de umbría de las gargantas estrechas.

En el borde superior del desfiladero de Bugarach en los Pirineos orientales se desarrolla el monte bajo mediterráneo de *Quercus ilex;* hacia abajo sigue el bosque de *Quercus pubescens* y en el fondo el hayedo de aspecto medio-europeo (Fig. 420).

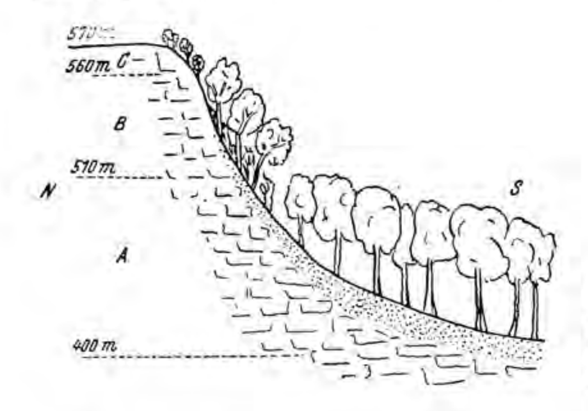


FIG. 420. Inversión de los pisos altitudinales en la garganta de Bugarach, Pirineos orientales. *A* Bosque de *Fagus*, *B Querco-Buxetum*, *C Quercus ilex* (de BR.-BL. y SUSPLUGAS, 1937).

Una sorprendente inversión de pisos se da también en las estrechas gargantas del curso alto del Rhin en Versam. En la abrupta ladera expuesta al norte, de umbría, entre 650 y 700 m se ha mantenido dentro del piso de la pícea un representante subalpino relictual de la asociación de pino negro y rododendro (*Mugo-Rhododendretum hirsuti*), cuya área continua discurre unos 1000 m más arriba.

La inversión de pisos más grandiosa nos la ofrece la cuenca del Ebro entre Zaragoza y Lérida. En el recipiente de frío invernal que es la llanura sólo puede mantenerse fuera de la zona con agua freática como único árbol la sabina norteafricana de las altas montañas *Juniperus thurifera*, mientras que las lomas cercanas están coronadas por poblaciones de pino carrasco (*Pinus halepensis*), sensible a la helada.

Zonación de la vegetación. Las zonas climáticas térmicas de la Tierra, que se ordenan más o menos concéntricamente en torno a los polos, corresponden a unidades fisionómicas de vegetación consideradas en un sentido amplio. Dicha zonación experimenta, no obstante, un desplazamiento debido a que disminuye la precipitación al adentrarse en el interior de los grandes continentes, y a que al disminuir la humedad se sustituye el bosque por la pradera, ésta por la estepa y finalmente por el desierto.

Las tierras forestales cercanas al litoral en Africa septentrional forman parte del dominio climácico del *Oleo-Ceratonion;* hacia el interior, éste es sustituido por el pastizal xerofítico de *Stipa tenacissima* (atocha, halfa) y *Stipa parviflora,* para ser sustituido más tarde por la estepa fruticosa de *Haloxylon* y *Anabasis,* y ésta a su vez por el desierto sin plantas. Cambios semejantes, basados en las mismas causas, se repiten en otra partes de la Tierra.

El perfil a través de los Estados Unidos de América proporciona una zonación de la vegetación a gran escala. En la costa atlántica, a la zona forestal siempre verde le sigue el bosque caducifolio de los estados del Mississippi; luego las praderas de los Great Plains, y al otro lado de las Montañas Rocosas, la estepa fruticosa semidesértica y el bosque litoral pacífico (Fig. 422).



FIG. 421. Estepa primaria de *Stipa,* climáticamente determinada (*Stipetum parviflorae* climácico) en el sur de Túnez. (Foto HUECK, Excurs. S.I.G.M.A.)

ALECHIN (1950) ha representado en un nítido mapa coloreado la zonación de la vegetación de Rusia. Distingue siete zonas de vegetación, determinadas térmicamente, desde los límites del mar Caspio hasta el Océano Glacial Artico: desierto, estepa de *Artemisia* y de gramíneas, bosque caducifolio de *Tilia* y *Quercus,* bosque de *Abies sibirica, Picea* y *Pinus,* zona de *Larix* y *Populus,* bosque aciculifolio y tundra.

Zonación de las formaciones. JÄGER da una zonación de las formaciones de la tierra baja tropical, determinada por la duración del período de sequía anual.

Zonación local de comunidades. Si bien la zonación de la vegetación en grandes espacios se basa en diferencias climáticas, por lo general la zonación local de comunidades se debe a factores edáficos o bióticos: nivel del agua freá-

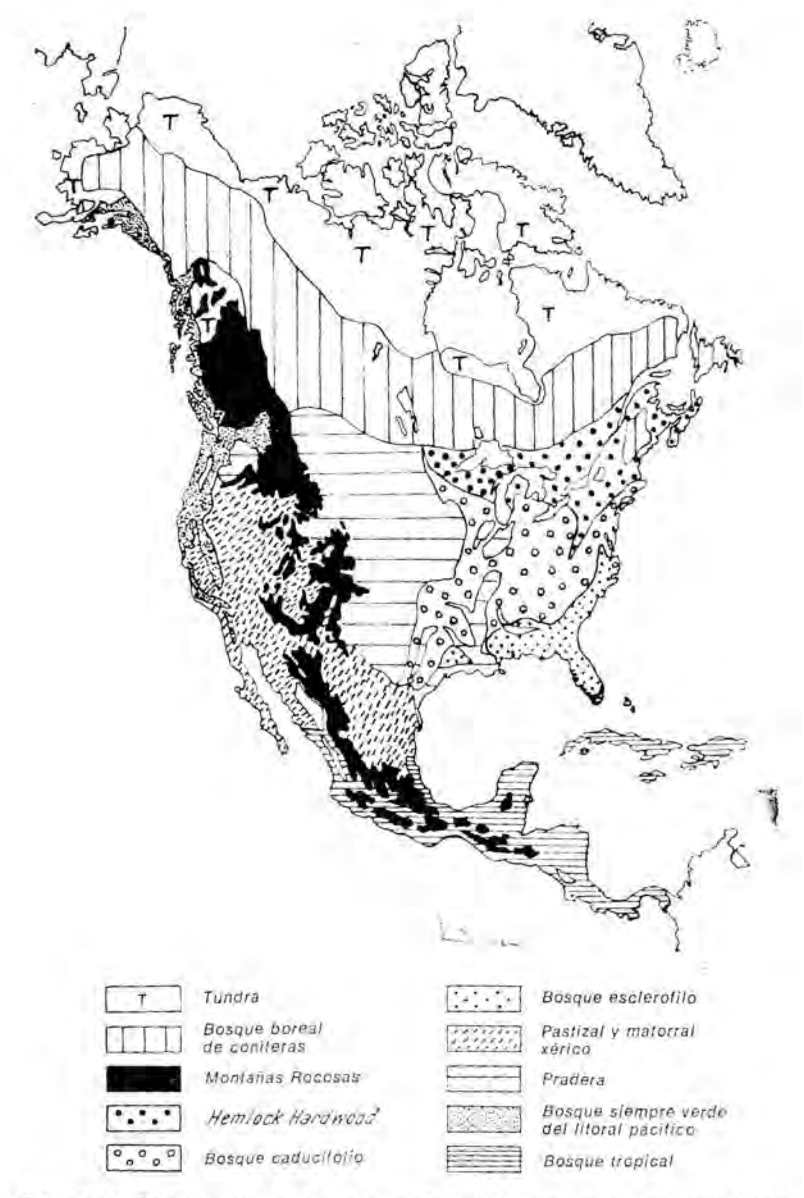


FIG. 422. Distribución de la vegetación en el continente norteamericano (según OOSTING, 1950).

tica, humedad del suelo, contenido del suelo en sal o en nitratos (véase página 380); pero también intervienen en la zonación la influencia del viento, la duración de la innivación (véanse págs. 574-575), explotación desigual, etc.

La zonación de la vegetación en cinturas en los lagos, lagunas y ríos presenta un aspecto semejante en todo el círculo de comunidades eurosiberiano-boreoamericano, e incluso fuera de él.

TABLA 86. *Cuadro de los grupos de formaciones más extensos e importantes de las tierras bajas tropicales y de las seis grandes zonas climáticas diferenciadas por* JÄGER (según JÄGER, citado en SCHMITHÜSEN, 1961)

Número de los meses áridos (según LAUER)	Clasificación de las zonas climáticas tropicales de baja altitud según la duración de los períodos secos (según JÄGER)	Distribución de los grupos de formación más extensos e importantes en las zonas climáticas de las tierras bajas tropicales	
0			
1	Zona climática de la pluviisilva tropical	Pluviisilvas tropicales	Sabanas de inundación
2		Pluviisilvas tropofíticas	
3	Zona climática de la sabana húmeda		y sabanas húmedas (con bosques siempre verdes en galería)
4		Bosques monzónicos	
5		Campos cerrados y bosques secos caducifolios	
6	Zona climática de la sabana seca		Sabanas secas (sin bosques siempre verdes en galería)
7		Bosques de árboles espinosos y suculentos	con bosque seco o espinar caducifolios
8	Zona climática de la sabana espinosa		
9		Formaciones de arbustos espinosos y suculentas, sabanas espinosas	
10	Zona climática semidesértica	Semidesiertos	
11			
12	Zona climática desértica	Desiertos	

A la zona de plantas flotantes le sigue otra de carrizales (*Phragmition*), sobre ella una cintura de grandes cárices (*Magnocaricion*), otra de pequeños cárices, y, por último, una cintura de prados, caso de que el bosque de ribera no produzca sombra sobre las comunidades de turbera baja y las elimine; generalmente en las montañas tan sólo se desarrollan de dos a tres zonas (Fig. 423).

La zonación de la vegetación en las orillas de los ríos suizos y su posterior desarrollo ha sido profundamente estudiada por MOOR (1958), que la ha representado también gráficamente, y la ha fundamentado con numerosos ejemplos y con la reunión de cuidadosas tablas de comunidad.

Las comunidades que se presentan siempre en contacto pueden denominarse comunidades vicinantes.



FIG. 423. Zonación de la vegetación en una laguna altoalpina. *Ranunculus trichophyllus* flotando en el agua, rodeado por el *Eriophoretum scheuchzeri*. (Foto BURCKHARDT.)

Conocidas comunidades de este tipo son: *Scirpo-Phragmitetum* y *Magnocaricion*, *Caricetum curvulae* y *Loiseleurio-Cetrarietum*, *Arthrocnemetum-Salicornietum radicantis* y *S. fruticosae*, *Agropyretum-Ammophiletum-Crucianelletum*. No es que en sus límites se mezclen y penetren unas en otras.

La zonación en las lagunas del litoral mediterráneo es dependiente del factor sal y es extrazonal en las hondonadas salobres de los suelos solonchak en el interior de los continentes.

BIRAND (1960) describe la ordenación en zonas o en mosaico de las comunidades halofíticas del interior de Anatolia, y reconoce siete asociaciones que pueden incluirse en nuestro sistema.

Los halófitos más importantes normalmente situados concéntricamente en torno a las lagunas de sosa junto al lago Neusiedl, y en la Pussta húngara lindante, son *Lepidium cartilagineum*, *Puccinellia salinaria*, *Suaeda maritima*, *Crypsis aculeata*, *Cyperus pannonicus* y *Scirpus maritimus* (WENDELBERGER).

La duración de la innivación en los países septentrionales y en las altas montañas es un factor determinante de la zonación de la vegetación.

BRUMEAU DE MIRÉ y QUÉZEL (1959) describen una zonación térmica y lumí-

nica extraordinaria en las pequeñas fumarolas del Toussidé en el corazón del Sáhara (Tibesti) de 3000 a 3100 m. A la cintura de cianofíceas, a unos 1,5 m en el interior de la garganta, que apenas mide de 50 a 150 cm, con la que se mezclan helechos (*Adiantum capillus-veneris, Asplenium adiantum-nigrum, Cheilanthes maderensis*), le sigue una cintura muscinal densa, compuesta por 23 especies, de unos 50 cm de ancho. La abertura de las fumarolas incluye una microasociación caracterizada por los endemismos *Fimbristilis minutissima* y *Campanula monodiana. Lavandula antineae, Satureia biflora, Erigeron trilobus, Gnaphalium luteoalbum* y *Euphorbia sanguinea* forman un césped corto algo separado de la garganta.



FIG. 424. Zonas en contacto en la ribera del Dniester, junto a Zaleseziky: *Bidention,* población de *Salix,* bosque de ribera de *Populus.* (Foto FIRBAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

Una pequeña zonación sorprendente adorna también las paredes de piedra de las regiones de atmósfera húmeda (Cevennes, norte de la península Ibérica). En el Portugal sudatlántico pueden diferenciarse en los muros antiguos tres zonas paralelas, de arriba a abajo: cinturas de helechos, de musgos y de *Selaginella denticulata.*

Representación de la zonación. La representación de la ordenación en zonas puede realizarse mediante áreas o mediante una sección de la vegetación (transección, véase pág. 703).

Si las zonas están claramente delimitadas, las fotografías aéreas dan una buena imagen del conjunto.

En numerosos trabajos, recientes y más antiguos, se encuentran descripciones de la zonación de la vegetación en la colmatación de las aguas. La zonación de dunas de Holanda ha adquirido gracias a WESTHOFF, VAN LEEUWEN y

ADRIANI (1961) una descripción, con base ecológica, especialmente profunda. WALTER, VELOSO, etc., tratan las zonas de vegetación de las regiones arenosas tropicales (Fig. 425).

Las zonas de vegetación son extremadamente reducidas en los canales de desagüe de los ueds de la región desértica norteafricana. Están compuestas por una banda estrecha de matorral de *Nerium oleander* (véase Fig. 28).

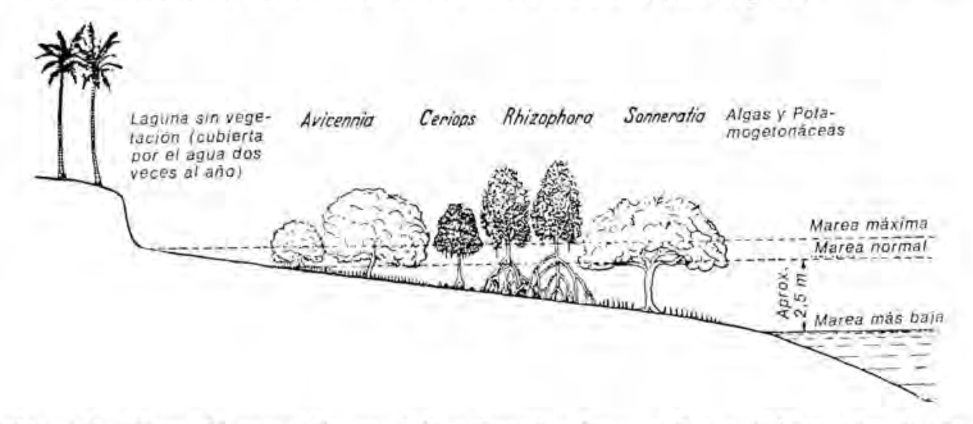


FIG. 425. Zonas de vegetación en el litoral marino junto a Tanga (Africa oriental). De fuera a dentro: I. Zona de *Sonneratia alba,* II. Zona de *Rhizophora mucronata,* III. Zona de *Ceriops candolleana,* IV. Zona de *Avicennia marina,* V. Superficie de arena sin vegetación, cubierta por el agua del mar sólo dos veces al año (WALTER, 1936).

Zonación de las algas. Muy bien delimitadas están las zonas de algas en las costas rocosas, tal como se ha descrito en múltiples ocasiones a partir de OERSTED (1844). Uno de los mejores conocedores de estas relaciones, DU RIETZ, describe (1932) las zonas de algas y líquenes de la costa oriental de Suecia del siguiente modo:

a) PISO DE HIDROHALÓFITOS (ZONA DE ALGAS)

1. La zona de *Furcellaria,* que representa el «piso de hidrohalófitos» inferior, discurre profundamente (como máximo 40 m bajo la superficie del agua). *Rhodomela subfusca, Ceramium diaphanum* y *Phyllophora* juegan un papel más o menos importante.

2. Zona de *Fucus* y *Pylaiella* (zona de algas pardas). *Fucus vesiculosus* constituye la masa principal de la vegetación de algas. Además están representadas *Pylaiella, Ceramium diaphanum* y *Dictyosiphon foeniculaceus* entre otras especies. El límite superior de esta zona está determinado por los períodos de baja mar que varían anualmente; aquellas especies que están demasiado elevadas mueren ineludiblemente.

3. Zona de algas filamentosas anuales de verano, generalmente de sólo 0,5 m de grosor y con importantes variaciones. Se presentan entre otras: *Dictyosiphon foeniculaceus, D. chordaria, Aegira virescens, Ectocarpus siliculosus,* etc.

b) PISO DE HIGROHALÓFITOS (ZONA DE LÍQUENES)

4. Zona de *Verrucaria maura* y *Calothrix scopulorum* (higrohalina baja) (zona de oleaje, HÄYRÉN, 1914). Junto a las dos especies citadas aparecen frecuentemente *Lichina confinis* y *Urospora penicilliformis.* Esta cintura está caracterizada por la frecuente inundación con agua de mar.

5. Zona de *Caloplaca marina* y *Verrucaria maura*. En esta zona es también frecuente *Lecanora halicopsis*. *Verrucaria maura* domina en las rocas sombreadas.

6. Zona de *Lecanora actophila* con sociaciones de *Caloplaca aractina, C. scopularis* (ornitocoprófila), *C. granulosa*, etc.

7. Zona de *Lecanora atra* y *Rhizocarpon constrictum*, que comprende igualmente varias sociaciones y que ocasionalmente se ha denominado también «zona superior de oleaje».

La zona de líquenes salpicada por las aguas, a la que corresponde la alianza de los líquenes crustáceos higrohalinos (alianza de *Verrucaria maura, Lecanora actophila* y *Rhizocarpon constrictum*) incluye tres asociaciones caracterizadas por especies características específicas. De abajo a arriba se suceden la asociación de *Verrucaria maura* y *Lichina confinis*, la de *Caloplaca marina* y *Lecanora actophila* y la de *Lecanora atra* y *Rhizocarpon constrictum*.

El estar salpicadas de diferente manera por el agua salada es decisivo para la formación de las tres asociaciones. Degelius (1939) ha estudiado profundamente la zonación de líquenes de la costa occidental sueca y ha diferenciado tres zonas principales.

Las zonas de líquenes y algas están más diferenciadas en la costa atlántica francesa. Davy de Virville (1939) distingue allí no menos de ocho zonas de distribución bastante general, mientras que otras seis zonas aparecen ocasionalmente bajo condiciones ecológicas extremas: Las ocho zonas principales son: 1, zona de *Laminaria;* 2, de *Fucus serratus;* 3, de *Fucus vesiculosus;* 4, de *Fucus platycarpus;* 5, de *Pelvetia canaliculata;* 6, de *Verrucaria maura;* 7, de *Caloplaca marina;* 8, de *Xanthoria parietina.*

Fucus vesiculosus aparece también formando cinturas en la costa norteamericana, aunque en unión de otras especies acompañantes. Conard (1936) indica en la costa rocosa de Long Island, en Nueva York, tres zonas verticales, correspondientes a las asociaciones de *Ascophyllum nodosum, Fucus vesiculosus* y *Rhizoclonium.*

T. A. y Anne Stephenson (1949) han estudiado durante treinta años la delimitación de las cinturas en las costas rocosas de Inglaterra, Norteamérica, Sudáfrica, del Océano Indico y de Australia. Llegaron a la conclusión de que las distintas zonas no pueden caracterizarse por las mareas, etc., sino que sólo se puede llegar a ello mediante la consideración de la ordenación de los organismos.

Biebl (1956) y Molinier (1960) tratan de la zonación lumínica y de la resistencia frente a la luz de las algas marinas.

Zimmermann (1927) ha investigado la zonación de las algas de agua dulce en el lago de Constanza. En la rápida pendiente junto a Überlingen domina hasta los 10 m la asociación de *Spirogyra adnata*, de 10 a 20 m la de *Cladophora profunda* y *Chamaesiphon incrustans*, y hasta los 35 m la asociación de *Hildebrandia rivularis* y *Bodanella lauterborni*. Es notable la delimitación extremadamente precisa entre la primera asociación y la segunda. La luz juega el papel decisivo en la zonación de las algas. El límite más profundo de los organismos asimiladores se sitúa a 45 m.

Mosaico de comunidades. El continente europeo, rodeado por tres mares, no muestra ninguna ordenación zonal de las grandes regiones de vegetación, sino que éstas forman un mosaico. Su delimitación, a la que han contribuido numerosos trabajos, actualmente es ya conocida a grandes rasgos.

Esta ordenación a gran escala de la vegetación está provocada principalmente por causas climáticas e históricas y en una mínima parte por causas edáficas. La ordenación en mosaico conduce al compejo de comunidades.

Complejo de comunidades. Por ser difíciles de comprender y de delimitar se han tratado poco los complejos naturales de comunidades (véase pág. 732), conjuntos de vegetación en forma de mosaico, que corresponden a la yuxtaposición e interprenetración de los tipos de vegetación entremezclados en áreas homogéneas en cuanto al clima y a la historia florística.



FIG. 426. Mosaico de comunidades. Comunidades liquénicas sobre bloques graníticos, y entre ellos, fragmentos de la asociación de *Rhododendron* y *Saxifraga geranioides*, macizo del Carlit, 2250 m, Pirineos orientales. (Foto H. MEIER y BR.-BL.)

Como complejos de este tipo definidos fitosociológicamente pueden considerarse para la Europa media, entre otras: la Insubria oceánica, la mayoría de los grandes valles alpinos, la meseta suiza, el Jura, la llanura de la alta Renania, la región xérica de la Alemania media, en el suroeste de Europa, el norte de Portugal con Galicia, la isla de Mallorca, la estepa del Ebro, la Francia meridional mediterránea, las altiplanicies de las Causses, así como también las pequeñas erupciones de basalto en torno a Agde, Beziers, etc. El «Prodromus des Groupements végétaux de la France méditerranéenne» (BR.-BL., 1952) da una visión de la multiplicidad sociológica y del entramado de distintos complejos de comunidades de este tipo. Estos complejos de comunidades corresponden espacialmente a sinecosistemas o grupos de ellos, o también a la unidad territorial denominada *sector de vegetación* por SCHMITHÜSEN (1959) (véase pág. 717).

También en pequeños espacios aparecen en el paisaje determinados complejos en forma de mosaico, que se repiten constantemente, los que en una visión rápida aparecen como un conglomerado de vegetación sin ninguna regla, pero que ayudan a ordenar la alfombra vegetal en unidades florísticas y ecológicas claramente diferenciadas (Fig. 426).



FIG. 427. Mosaico de comunidades en una turbera de Biela plesa (Tatra), 1614 m. (Foto ZLATNIK.)

Estos complejos de vegetación locales, frecuentemente basados en las condiciones espaciales naturales del paisaje, constituyen con frecuencia unidades genéticas (series de desarrollo), y tienen su propio carácter paisajístico (véase página 413).

Como ejemplo muy claro recordemos la turbera alta. Turberas y pantanos ya han permitido hace tiempo la diferenciación de complejos de asociaciones en forma de mosaico. En Suecia, OSVALD (1923) diferenció en el gran complejo de la turbera alta de Komosse no menos de ocho complejos parciales genéticamente diferentes, siendo el más importante el complejo de regeneración, caracterizado por procesos constructivos, mientras que el complejo de erosión está expuesto a la destrucción (Fig. 428).

El reconocimiento de la estructura en mosaico de la turbera alta se facilita mediante las especies características y diferenciales de las distintas comunidades de turbera. Permite diferenciar totalmente las comunidades de los *Ledetalia*, siempre presentes en la turbera alta, de las de los *Vaccinio-Piceetalia* y de los *Scheuchzerio-Caricetalia*. Un matorral de pino albar en la turbera alta, que modifica de tal modo el hábitat de la turbera por la caída de las agujas y la sombra que aparecen *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum*, etc., debe considerarse como un fragmento de la alianza *Vaccinio-Piceion*, a pesar de que genéticamente está muy relacionado con la comunidad de turbera alta, y se ha formado a partir de ella.

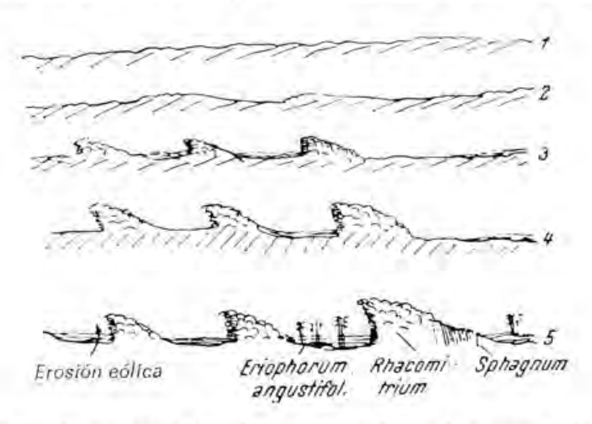


FIG. 428. Formación de un complejo de erosión eólica sobre una turbera alta levemente ondulada en Escocia (según OSVALD, 1949).

También las comunidades de las prominencias y concavidades de la turbera pertenecen a diferentes unidades fitosociológicas superiores, de modo que la turbera alta, fisionómica y topográficamente bien delimitada, se descompone en una serie de comunidades contiguas entrelazadas en forma de mosaico, que son florística y ecológicamente distintas y sólo cubren generalmente pequeñas áreas (véase DU RIETZ y NANNFELDT, 1925).

Un complejo de colmatación muy característico son los «*Pozzines*» del piso alpino de Córcega, cuya composición sociológica y desarrollo ha sido aclarado por DE LITARDIÈRE y MALCUIT (1926) (Fig. 429*a* y *b*).

Ordenaciones en mosaico muy claras, aunque generalmente determinadas por el hombre, nos las ofrecen, entre otros, el complejo del *Querco-Lithospermetum - Bromion* de las laderas de solana de la Europa media, del *Juniperion nanae - Rhododendro-Vaccinion* de los Alpes centrales, el complejo de la garriga del *Therobrachypodion ramosi* de la región mediterránea y el complejo de landa del *Quercion robori-petraeae - Calluno-Ulicion* de la Europa occidental.

No siempre pueden diferenciarse claramente los complejos zonales y los que forman un mosaico.

La formación de las dunas tiene lugar normalmente por zonación, mientras que el complejo de descomposición de las dunas es una mezcla abigarrada de asociaciones y fragmentos de asociación.

Transección. Para la fijación mediante perfiles transversales de las unidades sociales que se suceden en un lugar se utilizan las transecciones, una línea ininterrumpida de muestras de igual tamaño, que se sitúa en línea recta transversalmente a través de la superficie de la vegetación. En ciertos casos, se limita la investigación a cada porción claramente diferenciada de la vegetación con sólo una o pocas superficies muestra de tamaño suficiente.



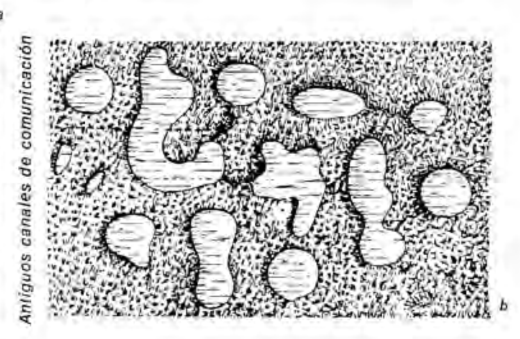


FIG. 429 *a* y *b*. Complejo de asociación de una «pozzine» (colmatación de la turbera baja) en Córcega. *a*, corte transversal parcial de una «pozzine». *1* Pozos aislados con comunidades planctónicas y asociación de *Eleocharis acicularis*, 2 Crecimiento por encima del *Caricetum intricatae*, *3* Pozos secos colonizados por el *Caricetum intricatae*. *b*, pozzinas vistas desde arriba (según DE LITARDIÈRE y MALCUIT, 1926).

Estima por líneas. En las regiones forestales geomorfológicamente uniformes, con una vegetación pobre en especies leñosas, puede determinarse en silvicultura el porcentaje aproximado de la participación de determinadas comunidades vegetales en la cobertura del suelo mediante una *estima por líneas*. Se atraviesa la región que debe estimarse, paralelamente, a determinadas distancias con una cuerda y un compás, y se anota la longitud de las comunidades atravesadas. La administración forestal finlandesa ha hecho un inventario de la distribución de los tipos forestales en toda Finlandia mediante *líneas de estimación* a cada 26 km de distancia.

Desde hace tiempo se han realizado estimas por líneas a intervalos de 50 m en las turberas altas de Suecia (véase DU RIETZ y NANNFELDT, 1925).

B) Area de las comunidades

Se entiende por área de la comunidad la superficie ocupada por todos los representantes de una comunidad.

Areas unicéntricas y policéntricas. Algunos de los planteamientos de la ciencia del área de los táxones pueden trasladarse directamente a la distribución de las comunidades. Se habla de comunidades de distribución continua y disyunta y de centros de áreas, entre los que se diferencian áreas de comunidad uni, bi, pluri o policéntricas (CAIN, 1944, pág. 151).

Las unidades sociológicas inferiores, hasta la alianza (excluyendo las comunidades de criptógamas) son generalmente unicéntricas, caso de que el concepto no se considere de un modo demasiado estricto, ya que una misma reunión de especies sólo puede realizarse bajo determinadas premisas de la historia de la flora, y bajo condiciones externas territorialmente más o menos delimitadas, que en otro lugar no se vuelven a presentar.

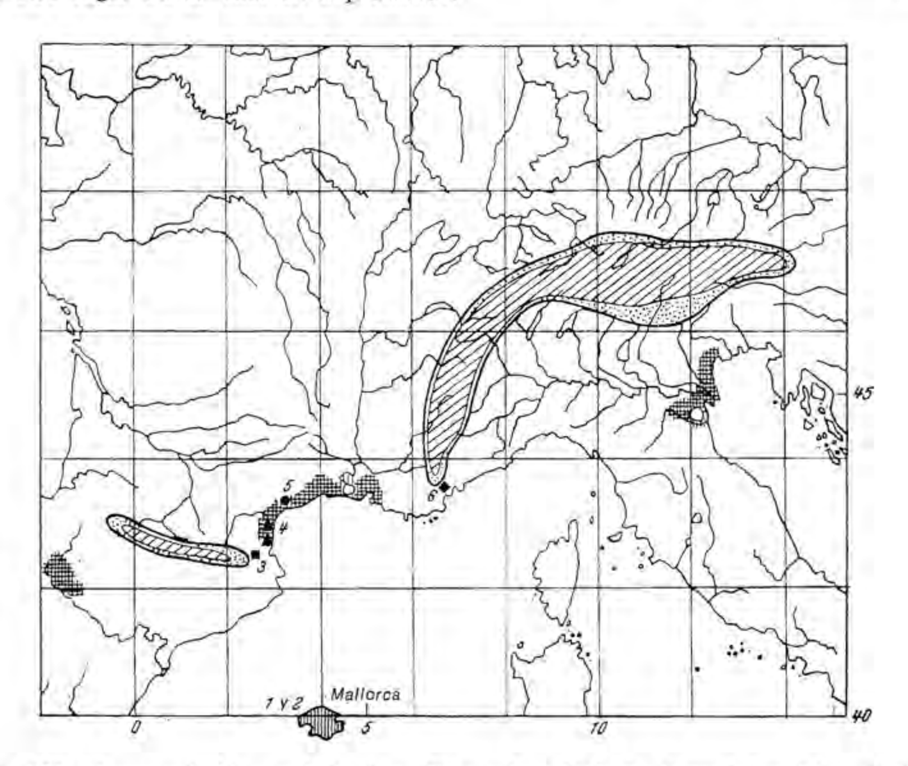


FIG. 430. Areas uni, bi y policéntricas. Tipo relictual glaciar boreoártico-alpino (*Loiseleurio-Cetrarietum* y *Polytrichetum sexangularis* ///, *Salicion herbaceae* ⁚⁚). Tipo relictual mediterráneo: *1* y *2* *Hypericion balearici* y *Brassico-Helichrysion rupestris* |||, ■ *3 Alyssetum pyrinaici*, ▲ *4* Asociación de *Limoniastrum* y *Statice lychnidifolia*, ● *5 Isoetetum setacei*, ◆ *6 Saxifragetum lingulatae*, # *Schoeno-Plantaginetum crassifoliae*.

Las unidades superiores: alianzas, órdenes y clases son frecuentemente bi, o, incluso, policéntricas (véase Fig. 430).

Ejemplos de asociaciones pluricéntricas extensas y al mismo tiempo bien delimitadas nos los ofrece la asociación moderadamente halófila de los prados litorales del *Schoeno-Plantaginetum crassifoliae*, que en las lagunas de la costa del Mediterráneo occidental en el sur de Francia, en la estepa del Ebro y de nuevo en la región de Ravenna, en el Adriático, presenta una composición casi idéntica de especies (Fig. 430); también el *Quercetum ilicis galloprovinciale*, el *Salicion herbaceae*, el *Caricetum limosae*, etc.

Sorprendentemente estrecha es la coincidencia entre la forma pirenaica y alpígena de la landa del *Loiseleurio-Cetrarietum*, una asociación que presenta

unas exigencias frente al hábitat claramente delimitadas (véase tabla 1, pág. 52). De las diez especies determinantes para la asociación en los Alpes, también se presentan nueve en los Pirineos, en proporciones muy próximas, y de las 33 especies del *Loiseleurio-Cetrarietum* pirenaico sólo faltan cuatro en los 15 inventarios realizados por nosotros en los Alpes centrales. Igualmente el *Salicetum herbaceae* pirenaico coincide ampliamente desde el punto de vista florístico con el alpígena, aunque sea más pobre en especies debido a que quedó más alejado del flujo glacial de inmigrantes.

Forma del área e historia de la flora. Las regiones antiguas desde el punto de vista de la flora, poco afectadas por las glaciaciones y estratigráficamente muy variables, como la región mediterránea, los Balcanes o el Atlántico del SW, albergan numerosas comunidades, asociaciones y subasociaciones, muchas veces estrechamente localizadas y delimitadas rigurosamente.

Así, el *Phleo-Sedetum anopetali* de las finas arenas dolomíticas, que se diferencia claramente de las demás comunidades, sólo se conoce en pocos puntos de las montañas en torno al Languedoc. Aún más estrechamente localizadas están las asociaciones del *Isoetion* de la tabla basáltica de Roquehaute junto a Beziers, que apenas alcanza un kilómetro de anchura; estas comunidades incluyen numerosos higrófitos muy aislados, generalmente de procedencia meridional.

De la forma del área pueden extraerse importantes conclusiones acerca de la formación, origen y ecología de las comunidades. Son especialmente idóneas como indicadores climáticos y edáficos para la caracterización climática y edafológica de grandes regiones de la Tierra; sus mapas proporcionan un cuadro detallado de las posibilidades vitales de los hábitats.

El área de las asociaciones y subasociaciones es modesta la mayor parte de las veces. Con pocas excepciones, las asociaciones de los Pirineos, los Alpes, los Apeninos, los Cárpatos y los Balcanes son propias de las montañas respectivas. Por el contrario, el área de las unidades superiores es más extensa, pero más discontinua. No son pocas las alianzas europeas que se extienden a lo largo de varias cordilleras muy alejadas.

En la mayoría de las altas montañas europeas se repiten los mismos órdenes; algunos de ellos se presentan también en los países septentrionales.

Una misma clase puede abarcar toda una región de vegetación (un círculo de comunidades).

Tipos de áreas de las comunidades. De la reunión de las áreas de táxones equivalentes resultan los tipos de área de comunidad, que pueden descubrirnos relaciones en la historia de la flora. Como tipos de áreas de esta categoría hemos distinguido, entre otros, uno boreoártico-alpino, otro medioeuropeo-boreoamericano y otro tipo relictual mediterráneo-terciario (Fig. 430).

El tipo de área boreoártico-alpino, correspondiente a la zona más septentrional del hemisferio norte, tiene unas avanzadillas desde la época glacial en el piso alpino de las montañas más meridionales (Alpes, Pirineos, Cárpatos, Cáucaso, etc.), sus representantes se acumulan actualmente, con su vegetación semejante a la tundra, sobre todo en hábitats estrechamente delimitados, de clima local o edáficamente desfavorable (lugares ventosos, ventisqueros, turberas).

Algo más al sur, correspondiendo al piso altitudinal del bosque subalpino, discurre la zona nórdica de la tundra boscosa (SOCHAVA, 1956; RITCHIE, 1962) que en los Alpes tiene su paralelo en el *Rhododendro-Vaccinion* y en el *Vaccinio-Piceion*.

A ella pertenecen, entre otros, los bosques de *Picea abies* y *P. obovata* de la Europa septentrional y de Siberia, y los bosques ecológicamente semejantes de *Picea glauca* del Canadá septentrional y de Alaska. La relación en la historia de la flora que habían tenido estas regiones está fuera de duda, debido a la continua coexistencia de especies características como *Lycopodium annotinum, Dryopteris linnaeana, Listera cordata, Goodyera repens, Empetrum nigrum, Pyrola (Moneses) uniflora, Pyrola secunda, Vaccinium vitis-idaea* y *V. uliginosum*.

Una conexión más antigua entre los continentes es la base del tipo de área de comunidad medioeuropea-boreoamericana que discurre algunos grados de latitud más al sur. Las siguientes parejas de comunidades vicarias, con especies idénticas o vicarias, abogan por la relación preglacial entre las áreas.

Comunidades forestales que se corresponden en la Norteamérica oriental y Europa (según MEDWECKA-KORNÁS, 1961):

	Norteamérica oriental		Europa
Cl.	*Querco-Fagetea grandifoliae* KNAPP, 1957.	Cl.	*Querco-Fagetea silvaticae* BR.-BL. y VLIEGER, 1937.
Ord.	*Aceretalia saccharophori* KNAPP, 1957.	Ord.	*Fagetalia silvaticae* (Pawl., 1928 n.n.) TX. y DIEM, 1936.
As.	*Aceretum saccharophori.*	Al.	del *Carpinion* Oberd., 1953 y *Fagion* Pawl., 1928.
Ord.	*Gaultherio-Piceetalia* BR.-BL.	Ord.	*Vaccinio-Piceetalia* BR.-BL., 1939.
As.	*Piceo-Abietetum balsameae.*	Al.	del *Vaccinio-Piceion* BR.-BL., 1938, 1939.
As.	*Medeolo virginianae-Aceretum.*	Al.	del *Pino-Quercion* MEDW.-KORN, 1959.

NORDHAGEN (1954), LEBRUN (1961), LÜDI (1961) y GRANDTNER (1962) encuentran paralelos semejantes entre comunidades centro y norteeuropeas y otras de la Norteamérica septentrional.

De las relaciones florísticas de las comunidades paralelas se desprende su parentesco en la historia de la flora.

Razas geográficas. Se denominan razas geográficas a las pequeñas desviaciones en la composición florística debidas a la historia de la expansión de los representantes de asociaciones ampliamente difundidas. Tiene lugar una formación de razas allí donde el área de una asociación queda dividida en áreas parciales por impedimentos de la expansión (montañas, aguas). Las razas centroalpinas del *Curvuletum* de Suiza se caracterizan por especies vicarias del mismo género. Es propio de la raza penínica *Senecio uniflorus*, de la insúbrica *Senecio insubricus* y de la rética *Senecio carniolicus*. En el *Loiseleurio-Cetrarietum* pirenaico se sustituye la alpígena *Festuca halleri* por *Festuca supina*. Si la combinación de especies características de una comunidad no presenta modificaciones sustanciales en las distintas regiones parciales donde aparece, entonces resulta apropiado considerar estas variantes locales como razas y no como asociaciones especiales.

Desde el punto de vista de la sistemática fitosociológica, las razas particulares pueden tener categoría distinta; pueden representar facies, variantes, sub-

asociaciones, por ello no es posible diferenciarlas, como se ha propuesto, mediante una denominación específica que se añade al nombre de la asociación.

Delimitación del área. Se da una clara delimitación del área allí donde coinciden un cambio brusco de las condiciones del hábitat con la aparición o desaparición, determinadas por la historia florística, de especies sociológicamente importantes (especies características, dominantes). El área de algunas comunidades de fisuras de rocas, de pedregales, de arenas y de suelos salinos, está claramente delimitada.

Por el contrario, las modificaciones paulatinas del hábitat conducen frecuentemente a mezclas e interpenetraciones, lo que dificulta la delimitación entre las áreas de las asociaciones.

Aislamiento de áreas y genética. Si condiciones ecológicas extremas del hábitat coinciden con una situación espacial aislada (dunas litorales atlánticas, suelos de cinc del NW de Alemania y regiones limítrofes, laderas xéricas de los valles interiores secos de los Alpes, etc.), puede darse un acúmulo de pequeñas especies genotípicas y de táxones morfológicamente poco diferenciados, los cuales facilitan la caracterización y delimitación de las comunidades.

Con el ejemplo de las comunidades de las islas litorales holandesas aclara WESTHOFF (1947) la posibilidad de valorar fitosociológica y sinecológicamente las pequeñas especies de este tipo.

Un aislamiento geológicamente reciente de las islas bálticas de Öland y Gotland ha conducido entre otras cosas a una llamativa nueva constitución de formas. La colonización de estas islas sólo puede haberse dado en época postglacial, en varias etapas (BR.-BL., 1962).

Para la caracterización de estas pequeñas especies pueden utilizarse criterios genéticos y fitosociológicos junto a los morfológicos. Sucede que formas morfológicamente poco caracterizadas, olvidadas por la sistemática de los táxones, pero señaladas por los fitosociólogos debido a su estrecha unión a las comunidades, han obtenido luego la calificación de especies elementales a través de la citogenética.

Del análisis citológico de *Agropyron junceum* realizado por SIMONET ha resultado que la planta boreoatlántica posee $2n=28$ cromosomas, mientras la mediterránea presenta $2n=42$ cromosomas. Ya que entre ambas sólo hay diferencias morfológicas mínimas, se describieron las dos razas como subespecies. La subespecie *mediterraneum* Simonet (= *A. farctum* Viv.) domina como especie característica en el *Agropyretum mediterraneum* de las dunas mediterráneas, y la ssp. *typicum* Simonet como característica en la asociación correspondiente de predunas del litoral boreoatlántico, el *Agropyretum boreoatlanticum* (Fig. 431).

Festuca paniculata (*spadicea*) se descompone en diversas variedades y subvariedades cariosistemáticamente diferentes (según DE LITARDIÈRE, 1950). La var. *genuina* (Hackt.) forma extensos pastizales en terreno silíceo en el piso alpino ($2n=14$ cromosomas); la subvar. *consobrina* (Timb.) de Lit., de las poblaciones abiertas de *Quercus pubescens* de situaciones inferiores, sobre calizas, es poliploide ($2n=42$ cromosomas).

GUINOCHET (1962) y BR.-BL. (Comm. S.I.G.M.A., 87,93) dan más ejemplos de ecótipos que han sido rastreados en la investigación fitosociológica.

Pequeñas especies poco diferenciadas, como *Poa xerophila* (baja Engadina), *P. granitica* (Córcega) y *P. fontquerii* (Pirineos) ecológica y corológicamente cla-

ramente diferenciadas, no alcanzaron hasta más tarde su confirmación citológica por NYGRÉN (1955) y FAVARGER (1959).

La variabilidad genéticamente latente de ciertas especies tiene, como muestran los experimentos de algunos investigadores de Stanford (1961) con *Poa pratensis* s.l., unas posibilidades de desarrollo que únicamente esperan un cambio en las condiciones del medio ambiente para manifestarse fenotípicamente.

La aparición aislada de antiguos endemismos sistemáticamente bien definidos indica la separación de una región desde hace mucho tiempo. Como el mejor ejemplo reciente pensemos en el macizo volcánico terciario del Tibesti, donde en medio del Sáhara y a altitudes de 2000 a 3300 m, se han conservado numerosos endemismos antiguos autóctonos y oroafricanos (QUÉZEL, 1958).



FIG. 431. *Agropyretum boreoatlanticum* con *Eryngium maritimum* y *Diotis candidissima* en Irlanda meridional. (Foto TÜXEN.)

Area de las comunidades. Trabajos previos para la representación y delimitación de las áreas de las comunidades se encuentran en el Prodromus de las comunidades vegetales editado por la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine de Montpellier (1933 a 1940).

El quinto fascículo de este Prodromus se ocupa del pastizal xérico de los *Brometalia.*

Este orden se divide en dos alianzas cuyas áreas no se excluyen del todo entre sí: la meridional, el *Xerobromion,* que requiere calor y sequedad estival, y alcanza hasta la región mediterránea; la septentrional, el *Mesobromion,* que se extiende en ambientes frescos y húmedos y alcanza hasta el norte de Irlanda.

Hacia el oeste se interrumpe bruscamente el área del *Xerobromion* en los Pirineos; sin embargo, hacia el Sur la alianza se engrana con el *Aphyllanthion* y el *Brachypodion phoenicoidis* mediterráneos. Especies del *Aphyllanthion,* como *Koeleria vallesiana, Linum narbonense, Onobrychis supina, Astragalus monspessulanus, Trinia glauca,* etc., penetran más o menos hacia el Norte, bajo condi-

ciones favorables, en el *Xerobromion,* mientras que, por otra parte, el *Aphyllanthion* recibe una serie de especies de los *Brometalia* (véase TOMASELLI, 1948).

Area de las asociaciones. Dentro de la alianza del *Xerobromion* puede diferenciarse una serie de asociaciones separadas geográficamente, ecológica y florísticamente distintas, cada una de las cuales posee su propia combinación de especies y sus especies características territoriales. Como tales asociaciones del *Xerobromion* se han descrito [1]:

Xerobrometum rhenanum (llanura del alto Rhin).
Cerastietum rhenanum (Renania superior).
Viscario-Festucetum (Renania superior).
Viscario-Avenetum (*pratensis*) (Selva Negra).
Trinio-Caricetum humilis (alrededores de Wurzburgo)
Teucrio-Melicetum (*ciliatae*) (valle del Main, Wurzburgo).
Xerobrometum alsaticum (región del Rhin y el Main).
Xerobrometum suevicum (Suiza septentrional, Alemania meridional).
Leontodo-Brometum (meseta bávara).
Xerobrometum raeticum (Grisones).
Potentillo-Phleetum (Grisones).
Xerobrometum carniolicum (Eslovenia).
Anthylli-Teucrietum (Jura meridional).
Xerobrometum divionense (Côte d'Or).
Bromo-Caricetum hallerianae (Franco Condado).
As. de *Festuca duriuscula* y *Sesleria coerulea* (cuenca de París).
As. de *Koeleria vallesiana* y *Helianthemum apenninum* (Francia central).
Xerobrometum britannicum (Gran Bretaña).
Orchido-Brometum (Cevennes, Prepirineo).
Avenetum amethystinae (Pirineos orientales).
Koelerio-Globularietum elongatae (Pirineos orientales).

Si es razonable mantener todas estas comunidades como asociaciones independientes se verá cuando haya avanzado más el conocimiento del orden *Brometalia.* Su utilización como base local para investigaciones ecológicas detalladas no supone mientras tanto ningún perjuicio.

Area de las alianzas. La delimitación y representación cartográfica de las alianzas ofrece normalmente muchas menos dificultades que la de las asociaciones. Generalmente las alianzas están más extendidas y quedan definidas por numerosas especies características, y frecuentemente también por especies dominantes de gran constancia.

Las alianzas climácicas ocupan las más de las veces una amplia superficie. El *Rhododendro-Vaccinion,* tal como lo consideramos actualmente, se extiende a lo largo de todo el arco montañoso de los Pirineos, a través del macizo del Mont Dore (QUÉZEL y RIOUX, 1954), la cordillera de los Alpes, los Cárpatos, hasta los Balcanes. El *Oleo-Ceratonion* abarca desde Palestina y la región mediterránea oriental hasta el sur de Portugal y Marruecos. Al norte de esta alianza, y limitando con ella, pero no llegando tan lejos, se encuentra el *Quercion ilicis,* también muy extenso. Ambas comunidades climácicas mediterráneas tienen su origen en el terciario. También tienen su origen en el terciario las alianzas del *Hypericion balearici* y del *Brassico-Helichrysion rupestris* limitadas al estrecho círculo de la isla de Mallorca (BOLÒS y MOLINIER, 1958).

[1] El *Xerobrometum apenninum* descrito por VOLK (1958) en los alrededores de Pavía, tiene, tal como indica el autor, numerosos puntos de contacto con las comunidades mediterráneas, y es mejor incluirlo en el *Brachypodion phoenicoidis.*

Exceptuando las comunidades de criptógamas y las acuáticas, las alianzas no suelen sobrepasar o lo hacen insignificantemente, como enclaves, los límites de un círculo de vegetación. Ligadas al círculo mediterráneo de vegetación se encuentran, entre otras, el *Quercion ilicis,* el *Oleo-Ceratonion,* el *Rosmarino-Ericion,* el *Therobrachypodion,* el *Aphyllanthion,* el *Armerion junceae,* el *Cistion ladaniferi* y algunas alianzas correspondientes del litoral de los países ilíricos, como el *Cisto-Ericion,* el *Cymbopogo-Brachypodion,* el *Scorzonerion villosae,* etc. (HORVATIĆ, 1958, 1963).

El *Fraxino-Carpinion,* el *Ononi-Pinion,* el *Berberidion,* el *Stipo-Poion xerophilae,* el *Stipo-Poion carnolicae,* el *Xerobromion,* etc., son medioeuropeos y el *Caricion fuscae* o el *Caricion davallianae* son norteeuropeas. Numerosas alianzas se limitan a las altas montañas medioeuropeas.



FIG. 432. *Oleo-Ceratonion,* transformado por degradación en una garriga de *Chamaerops humilis,* Mallorca. (Foto MOLINIER.)

Alianzas geográficamente muy localizadas se han mantenido en montañas geomorfológicamente antiguas, que no han sido afectadas directamente por las glaciaciones cuaternarias. Tal es el caso del *Nardo-Juncion squarrosae* de la Serra de Estrela de Portugal, el *Senecion leucophylli* con numerosos endemismos antiguos (*Senecio leucophyllus, Xatartia scabra, Viola lapeyrousiana,* etc.) de los Pirineos orientales, el *Saxifragion mediae* del noreste de España, el *Saxifragion lingulatae* de los Alpes marítimos (véase RIOUX y QUÉZEL, 1949) y el *Micromerion croaticae* de los Alpes dináricos (HORVAT, 1931). Con la excepción de las comunidades de pastizales de la Serra de Estrela, estas comunidades son rupícolas o de pedregales y tienen carácter relictual de la era terciaria.

Una comparación de las alianzas europeas de la alta montaña hasta los Balcanes aboga por su desarrollo fitosociológico paralelo. En las diferentes monta-

ñas se reúnen especies idénticas o próximas en alianzas vicarias. Parejas de alianzas de este tipo son:

En los Pirineos		En los Alpes
Senecion leucophylli	—	*Allosorion*
Ibaridion spathulatae	—	*Thlaspion rotundifolii*
Festucion scopariae	—	*Seslerion coeruleae*
Festucion supinae	—	*Caricion curvulae*

Este paralelismo puede seguirse en el Tatra, los Cárpatos, hasta las montañas de los Balcanes (HORVAT). La afinidad florística de las alianzas vicarias responde a una ecología semejante.



FIG. 433. *Trifidi-Curvuletum* (*Caricion curvulae*) en el Howerla, Cárpatos orientales, a unos 2000 m. (Foto FIRBAS, Excurs. S.I.G.M.A.)

Las alianzas septentrionales tienen un comportamiento distinto, a pesar de que en parte tengan también una semejanza florística no pequeña con las alianzas de las montañas más meridionales, tal como se desprende de la comparación de cuatro alianzas climácicas homólogas de cuatro altas montañas sur, medio y norteuropeas muy distintas.

TABLA 87. *Alianzas del orden* Caricetalia curvulae

Alpes y Cárpatos	Pirineos	Rilo Dagh (Balcanes)	Montañas del centro de Noruega
Caricion curvulae (Figs. 433, 434)	*Festucion supinae* (Fig. 435)	*Seslerion comosae*	*Juncion trifidi*



FIG. 434. *Caricetum curvulae* en los Alpes Grisones, 2700 m. (Foto AUER y BR.-BL.)



FIG. 435. *Festucion supinae,* Pirineos orientales, 2350 m. (Foto TCHOU y BR.-BL.)

A estas alianzas les corresponde un grupo de especies sociológicamente importantes propias de los pastizales acidófilos, los cuales reaccionan de modo semejante frente a las condiciones externas:

	Alpes	Pirineos	Rilo Dagh (Balcanes)	Fenoscandia
Festuca supina	(+)	+	+	+(?)
Carex curvula	+	+	+	—
Juncus trifidus	+	+	+	+
Luzula spicata	+	+	+	+
Euphrasia minima	+	+	+	+
Antennaria dioeca	+	+	+	+
Gnaphalium supinum	+	+	+	+
Nardus stricta	+	(+)	(+)	+
Agrostis rupestris	+	+	+	—
Minuartia recurva	+	+	+	—
Pulsatilla vernalis	+	+	—	+
Veronica bellidioides	+	+	+	—

A esta enumeración habría que añadir aún una serie de musgos y líquenes.

Las cuatro alianzas del orden *Caricetalia curvulae* constituyen las comunidades climácicas de suelos silicatados ácidos por encima del límite del bosque.

Cada una de las cuatro alianzas posee sus especies características específicas, entre las que se encuentran algunas vicarias que se sustituyen, como *Festuca halleri* (Alpes), *F. supina* (Pirineos), *F. riloënsis* (Balcanes), *Jasione humilis* (Pirineos), *J. bulgarica* (Balcanes), etc.

El orden basófilo de los *Seslerietalia coeruleae* se divide también en las altas montañas europeas en varias alianzas con especies características propias de cada una de ellas.

Al *Festucion scopariae* de los Pirineos le corresponde el *Seslerion coerulae* del Jura y de los Alpes, el *Festucion pungentis* de Croacia, el *Seslerion tenuifoliae* en el Durmitor (Horvat) y el *Seslerion bielzii* en los Cárpatos (Pawlowski).

Tabla 88. *Especies características de las cuatro alianzas climácicas*

Caricion curvulae	**Festucion supinae**	**Seslerion comosae**	**Juncion trifidi**
(Alpes, Cárpatos)	(Pirineos)	(Rilo Dagh, Balcanes)	(Fenoscandia)
Festuca halleri	*Festuca supina*	*Festuca riloënsis*	*Draba nivalis*
Pedicularis tuberosa	*P. pyrenaica*	*P. orthantha*	*Saxifraga groenlandica*
Hieracium glaciale	*H. pumilum*	*H. rhodopaeum*	
Sesleria disticha	—	*Sesleria comosa* y *S. orbelica*	etc.
—	*Jasione humilis*	*J. bulgarica*	
Androsace obtusifolia	*Silene ciliata*	*Dianthus microlepis*	
Primula glutinosa	*Armeria mülleri*		
Gentiana punctata	*Erigeron aragonensis*		
Senecio carniolicus			

Area de los órdenes. Los órdenes se extienden por lo general a lo largo de una región muy amplia. Las comunidades acuáticas y halófilas de los *Potametalia, Zosteretalia* y *Salicornietalia* se extienden sobre varios continentes.

Los bosques de coníferas de los *Vaccinio-Piceetalia* dominan como comunidades climácicas en las montañas de la Europa media y septentrional, y se han mantenido también fuera del círculo de comunidades eurosibírico-boreoamericano como reliquias aisladas en algunas montañas sureuropeas.

De un modo semejante se comportan en el Nuevo Mundo los bosques de *Populus* y *Picea*, que aparecen en la región de la tundra boscosa del norte del Canadá como reliquias de tiempos cálidos (RITCHIE, 1962, pág. 25).

Algo menos extensos que los órdenes forestales son las comunidades de pastizales, como los *Brometalia* y los *Festucetalia vallesiacae.*

El área principal del orden *Brometalia* está en la Europa media y occidental; se detiene en el límite de la región mediterránea propiamente dicha.

Por el contrario, el orden *Festucetalia vallesiacae* tiene su distribución principalmente en la Europa oriental y sudoriental. Desde los territorios xéricos orientales llega por el oeste hasta la región del Rhin y del Main, así como hasta los valles interiores de los Alpes. Sus avanzadillas medioeuropeas, incluso las estudiadas microclimáticamente con detalle por KRAUSCH (1961), presentes en la región del Oder debido al relieve, se consideran reliquias del postglacial inicial. El límite septentrional del orden transcurre por Öland, Gotland, Letonia y Estonia hacia la Siberia occidental media.

Aún no está claro actualmente el curso de su límite oriental. Con toda seguridad hay exclaves que penetran todavía bastante hacia el Norte y el Este en hábitats de condiciones edáficas y de clima local apropiados en Rusia y en la Siberia occidental. Por otra parte, en la silvostepa con robles en la Rusia media, en las laderas calcáreas escarpadas en torno a Kursk, Oskal y Jelez, se mantienen algunas infiltraciones de un especial orden sudoriental, al que pertenecen *Avena desertorum, Stipa lessingiana, St. sareptana, Agropyron cristatum, Schievereckia podolica, Salvia nutans, S. ruthenica, Galatella spec, Crepis rigida* y los arbustos esteparios *Ephedra, Amygdalus nana* y *Spiraea crenata.* A este orden oriental le faltan las especies submediterráneas y del interior de los Alpes de los *Festucetalia vallesiacae*[1].

La mayoría de los órdenes tienen un desarrollo óptimo en un círculo de comunidades determinado. Son mediterráneos los órdenes de los *Asplenietalia glandulosi, Crithmo-Staticetalia, Holoschoenetalia, Rosmarinetalia, Cisto-Lavanduletalia,* y en la región litoral adriática oriental también los *Scorzonero-Chrysopogonetalia* y *Cisto-Ericetalia* (HORVATIĆ, 1958).

Propios del territorio atlántico son las turberas altas de los *Sphagno-Ericetalia* y las landas de los *Calluno-Ulicetalia* del oeste y suroeste de Europa.

Los órdenes *Trifolio-Hordeetalia, Seslerietalia tenuifoliae, Astragalo-Acantholimetalia* y *Chamaepeucetalia alpini* se limitan a los Balcanes (HORVAT, 1962).

La zona ocupada por los *Fagetalia* y los *Quercetalia robori-petraeae* coincide con la de los bosques planifolios verdes en verano de la Europa templada, aunque se han mantenido avanzadillas relictuales en las montañas mediterráneas. Hacia el Este, su área alcanza la región esteparia rusa y avanza en una pequeña banda hasta los Urales.

Hacia el Oeste, los *Fagetalia* llegan hasta el noroeste de España, y hacia el Sur, hasta las montañas de Sicilia; los *Quercetalia robori-petraeae* alcanzan su límite suroccidental en el Portugal medio.

---

[1] No parece aconsejable reunir los pastizales esteparios continentales en un solo orden, tal como propone KRAUSCH (1962); los septentrionales deben incluirse en los *Festucetalia vallesiacae,* y los del sureste deben considerarse como un orden propio (*Aveno-Stipetalia*).

Area de las clases. La mayoría de las clases de comunidades están limitadas a círculos de comunidad concretos, aunque particularmente las comunidades acuáticas, halófilas, palustres y ruderales (*Potametea, Salicornietea, Phragmitetea, Chenopodietea*) sobrepasan muy significativamente tales límites.



FIG. 436. Cultivo de cereales en regadío (*Secalinetea* con malas hierbas mediterráneas) en el oasis de Figuig en el Sáhara. (Foto E. HESS, Excurs. BR.-BL.)

No es poco sorprendente que plantas acuáticas medio y sureuropeas de los *Potametea,* como:

Ceratophyllum demersum L.	*Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht
Potamogeton pectinatus L.	*Potamogeton panormitanus* Biv.
Najas marina L.	*Potamogetum crispus* L.
Potamogeton perfoliatus L.	*Vallisneria spiralis* L.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleiden

se citen tamién en la misma clase del lago Eduardo (Congo) (LEBRUN, 1947).

Las clases de los *Chenopodietea* y *Secalinetea* han alcanzado gracias al hombre una gran extensión. Siguiendo los cultivos han penetrado en los palmares del Sáhara septentrional, a partir del círculo mediterráneo de comunidades, después de que el regadío haya proporcionado las condiciones previas para ello. En el círculo sáharo-síndico de comunidades se encuentran comunidades de malas hierbas, cuyo lugar habitual está 1000 kilómetros más al Norte, en el sur de

Francia o en Italia. En los oasis tunecinos de Tozeur y Nefta se mantienen, entre otros:

Cynodon dactylon (L.) Pers.	*Convolvulus arvensis* L.
Stellaria media (L.) Vill.	*Solanum nigrum* L. em. Miller
Euphorbia peplus L.	*Plantago major* L.
Scandix pecten-veneris L.	*Galium aparine* L.

Sonchus oleraceus L. em. Gouan

así como algunas otras especies comunes en la Europa meridional y media.

Los *Chenopodietea* han extendido sus brazos hasta el ecuador. LOUIS y LEBRUN (L. 1947) describen una asociación perteneciente a esta clase en el Congo Belga, a 2200 m de altitud sobre el nivel del mar, la cual invade los alrededores de las chozas de los aborígenes. Como especies más importantes de esta comunidad citamos, por orden de abundancia:

Solanum nigrum L. em. Miller	*Spergula arvensis* L.
Stellaria media (L.) Vill.	*Poa annua* L. s. l.
Galium aparine L.	*Capsella bursa-pastoris* (L.) Med.
Solanum tuberosum L.	*Datura stramonium* L.
Galinsoga parviflora Cav.	*Sonchus oleraceus* L. em. Gouan

El origen y el modo de introducción de estas comunidades de malas hierbas parece deberse al cultivo de la patata.

OBERDORFER (1960) describe en la región de cultivos del sur de Chile una serie de comunidades de malas hierbas de los cereales y de los huertos florísticamente muy semejantes a las europeas. ¡Su *Sisymbrio-Hordeetum* está compuesto en un 95% por especies características y acompañantes del *Hordeetum leporini* del sur de Francia!

OBERDORFER (1954) da también una buena visión general de las clases de los *Secalinetea* y los *Chenopodietea* en la península de los Balcanes.

ZOHARY y ORSHAN (1954) han publicado una representación cartográfica de las clases de comunidades de la estepa desértica al sur del Mar Muerto (Negev central y meridional); ZOHARY (1962) la ha completado con un mapa a pequeña escala de los dominios climácicos de Palestina.

Territorios naturales de vegetación

Aparte de la ordenación jerárquica fitosociológica, y sin estar influida por ella, se encuentra la división del manto vegetal de la Tierra en territorios de vegetación, usual desde antiguo. Se basa generalmente en la sistemática de táxones o en aspectos fisionómico-ecológicos, así, p. ej., las divisiones de DRUDE (1884) en reinos florísticos, de SCHIMPER (1898) en tipos de formaciones y de BROCKMANN-JEROSCH y RÜBEL (1912) en clases de formaciones.

Nuestra división en cuatro niveles de los territorios de vegetación está basada en la consideración de los hechos de distribución geográfica de los táxones y de las comunidades.

División florística y fitosociológica (BR.-BL., 1913):

Distrito: Posee comunidades particulares de rango inferior (variantes, facies), no hay especies endémicas en asociaciones propias.

Sector: Posee especies endémicas y comunidades vegetales territoriales normalmente poco especializadas, pero ninguna comunidad climácica.

Provincia (Dominio). Caracterizada por lo menos por una comunidad climácica típica y por la presencia de endemismos paleógenas.

Región. La región incluye varias comunidades climácicas y endemismos paleógenas de elevado rango sistemático (familias, géneros).

Nuestro mapa (Fig. 437) da una visión general de los territorios de vegetación europeos y limítrofes hasta el nivel de provincias y sectores, con exclusión de las altas montañas. A la región (círculo de vegetación) en el sentido de BRAUN-BLANQUET (1923, 1951), le corresponde el círculo de comunidades de SCHMITHÜSEN (1961).

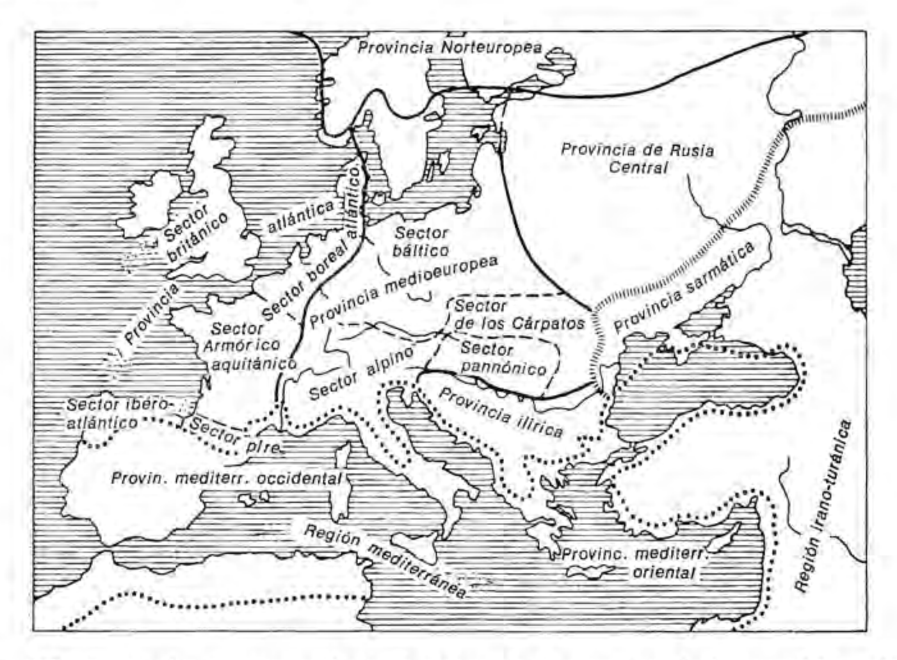


FIG. 437. Territorios de vegetación y florísticos de Europa (provincia eurosibírica de la región eurosibírico-boreoamericana; según BR.-BL., 1923).

SCHMITHÜSEN (1959, 1961) da una clasificación fitosociológicamente bien fundamentada realizada desde el punto de vista geográfico y que es muy semejante a la nuestra. Basándose en las unidades de vegetación reunidas en complejos de comunidades, comprende las siguientes categorías:

1. Se denomina distrito de vegetación (Wuchsdistrikt) la menor unidad espacial de vegetación caracterizada por una red sociodinámica propia.

2. Los sectores de vegetación (Vegetationsbezirk) se diferencian por asociaciones propias. Como ejemplos podemos citar el *Querco-Betuletum* característico del sector del mar del Norte. Los sectores de vegetación son equiparables a los complejos citados en la página 700, cada uno de los cuales incluye una serie de asociaciones propias de la región.

3. Por encima del sector, correspondiendo al dominio, se halla la provincia de vegetación, que incluye alianzas y órdenes propios. Ejemplo: provincia atlántica de la Europa occidental y provincia alpina de las altas montañas medioeuropeas.

4. Características de los círculos de vegetación o de comunidades y de la región son los órdenes y las clases de comunidades propios.

Los sectores montañosos elevados, cuyo inventario de comunidades tiene muy poco en común con el del círculo de vegetación que los rodea, pueden considerarse frecuentemente como exclaves de otro círculo de vegetación. Así, por ejemplo, los sectores alpinos medioeuropeos con los *Caricetea curvulae* y comunidades de *Vaccinio-Piceetea* que son típicas del círculo de vegetación boreal.

En la delimitación de los círculos de comunidades intervienen factores de la historia de la flora. Las grandes regiones naturales florísticas y de vegetación de la Tierra, con su rica dotación de especies y comunidades específicas de todos los niveles, tienen también un pasado histórico semejante.

5. Reino de vegetación. SCHMITHÜSEN denomina reino de vegetación la última unidad corológica de vegetación de categoría superior.

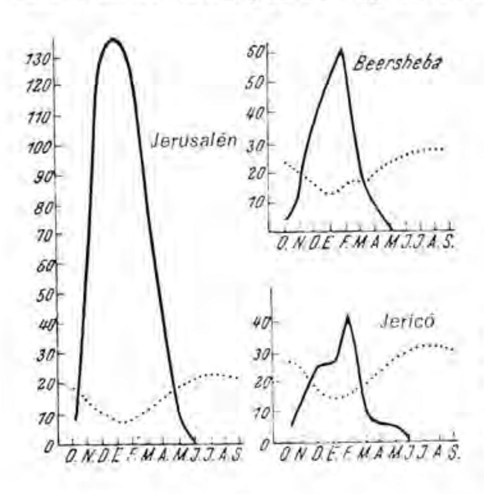


FIG. 438. Curvas hidrotérmicas de tres localidades de Palestina: Jerusalén (círculo de comunidades eumediterráneo), Beersheba (círculo de comunidades irano-cáspico), Jericó (círculo de comunidades saharo-síndico). Precipitación en milímetros, temperatura en °C (ZOHARY, 1947).

«Los reinos de vegetación coinciden espacialmente con los reinos florísticos y se caracterizan por clases propias.» Pueden incluir territorios, cuya proporción de especies comunes es pequeña, pero en los que la coincidencia de géneros y familias es considerable, lo que indica cierta concordancia ecológica y sociológica.

Según SCHMITHÜSEN (*in litt.*), el grado de semejanza podría expresarse por las especies idénticas - géneros idénticos - familias idénticas.

Cada región (igual que cada círculo de comunidades) tiene su pasado histórico y florístico característico y su particularidad climática, que como mejor se caracterizan es a través de las condiciones higrotérmicas. En este sentido son muy ilustrativas las representaciones de curvas higrotérmicas de Palestina (Figs. 438 y 439).

Todavía estamos insufientemente informados acerca de los reinos de vegetación, en cambio la delimitación de los círculos de comunidades en el Viejo Mundo está actualmente trazada con bastante precisión.

Círculos de comunidades de Europa. A pesar de las destrucciones y decisivas modificaciones provocadas desde milenios por la explotación humana, pueden delimitarse claramente cuatro grandes círculos de comunidades en el tapiz vegetal de Europa:

El círculo de comunidades o de vegetación eurosibírico-boreoamericano, el hiperbóreo-alpino, el mediterráneo y el aralo-cáspico (o irano-turánico) (Fig. 437).

Se conoce a grandes rasgos el curso del límite entre los círculos mediterráneo y eurosibírico-boreoamericano, y entre éste y el hiperbóreo alpino. Cada uno de estos círculos comprende numerosas unidades superiores de vegetación, órdenes y clases, que les son propias. Como clases características hay que considerar:

Para el círculo de comunidades eurosibírico-boreoamericano, en lo que concierne a Europa:

Corynephoretea (comunidades de *Corynephorus* de los arenales).
Festuco-Brometea (comunidades de pastizales xéricos eurosiberianos).
Oxycocco-Sphagnetea (comunidades de turbera alta).
Calluno-Ulicetea (landas de ericáceas y *Ulex*).
Quercetea robori-petraeae (bosques caducifolios acidófilos).
Vaccinio-Piceetea (comunidades de coníferas y *Vaccinium*).

Para el círculo de comunidades mediterráneo:

Crithmo-Staticetea (comunidades rupícolas litorales).
Therobrachypodietea (pastizales calcícolas de anuales).
Ononido-Rosmarinetea (landas de romero).
Cisto-Lavanduletea (jarales).
Quercetea ilicis (encinares y comunidades afines).

Para el círculo hiperbóreo-alpino:

Salicetea herbaceae (comunidades de ventisqueros).
Elyno-Seslerietea (pastizales secos alpinos basófilos).
Caricetea curvulae (pastizales secos alpinos acidófilos).

Círculo aralo-cáspico (irano-turánico) de comunidades. El círculo aralo-cáspico está delimitado con menor precisión. Como clase aralo-cáspica específica pueden considerarse las comunidades halófilas esteparias de los *Halostachyetea* que sustituyen sobre los suelos solonchak del sureste de Rusia y del interior de Asia a la clase principalmente mediterránea de los *Salicornietea.*

Otras unidades superiores de este círculo son las estepas efímeras de artemisias (Popow) y los singulares matorrales de *Haloxylon,* pobres o carentes de hojas, de la estepa desértica del Uzbekistán y del Turkmenistán. En los Takyres de suelo arcilloso difícilmente permeable dominan las especies de *Anabasis,* especialmente *A. salsa.*

El mapa general de Berg (1958) nos proporciona un cuadro aproximado de la situación territorial de esta vegetación de estepas desérticas al sur del mar de Aral.

Los mapas de Musayev (1963) referentes a la distribución de plantas características de estepas nos dan información de la extensión hacia el norte de la vegetación esteparia.

Hasta los 50 grados de latitud penetran, entre otras: *Artemisia terrae-albae, A. arenaria, Salsola rigida, S. arbuscula, S. paulsenia, Arthrophytum longibracteatum* y *Eremospartum aphyllum.*

Un segundo grupo alcanza los 52 ó 53 grados, la latitud de Orenburg, Kustanay y Biysk: *Artemisia gracilescens, A. pauciflora, A. schrenkiana, Salsola laricina, Atriplex cana, Nanophyton erinaceum, Atraphaxis spinosa, Calligonum aphyllum* y *Limonium suffruticosum.*

Hasta los 55 grados de latitud Norte, en el curso alto del Yenissei, llegan las avanzadillas; entre otras, *Camphorosma monspeliaca, Eurotia ceratoides, Kochia prostrata* y *Ephedra distachya,* especies que hacia el sureste penetran en el círculo mediterráneo de comunidades, hasta la península Ibérica. El círculo de comunidades parece extenderse hasta las estribaciones del Pamir. Hacia el Oeste atraviesa el Irán y parte de Siria y Palestina, para entrar en contacto con el círculo mediterráneo de vegetación al sur del mar Negro. Las últimas avanzadillas, consideradas como relictuales, del círculo aralo-cáspico de comunidades (*Corispermum* spec., *Camphorosma* spec., *Eurotia ceratoides, Halocnemis crassifolia, Astragalus ponticus, A. falcatus, Artemisia* spec., etc.), se extienden hasta Rumania y Hungría en el círculo eurosibírico-boreoamericano de comunidades.

Círculos africanos de comunidades. Hacia el Sur, los círculos mediterráneo y aralo-cáspico limitan con el círculo sáharo-síndico de comunidades: regiones esteparias xéricas y cálidas y regiones desérticas que atraviesan toda Africa septentrional, desde la costa atlántica de Mauritania hasta Egipto, y al otro lado del mar Rojo, continúan hasta el Afganistán meridional y los desiertos de Sind y Pendschab.

En Palestina confluyen los círculos sáharo-síndico, aralo-cáspico y mediterráneo. Desde el punto de vista climático estos círculos se diferencian ya por sus curvas higrotérmicas (Fig. 439).

La higrotermia de los círculos mediterráneo, irano-turánico y sáharo-síndico está representada por tres pares de curvas.

Al sur del círculo sáharo-síndico discurre atravesando toda Africa, incluido entre el Sáhara y la selva virgen tropical, la región de estepas y sabanas del círculo sudano-decánico de comunidades. Tiene una prolongación al otro lado del mar Rojo hasta el Decán. Acerca de la caracterización macroclimática de los círculos anteriores se encuentran datos en los trabajos de Eig (1931), Lebrun (1947), Quézel (1958), Boudet (1961), Walter (1962) y Halwagy (1961, 1962).

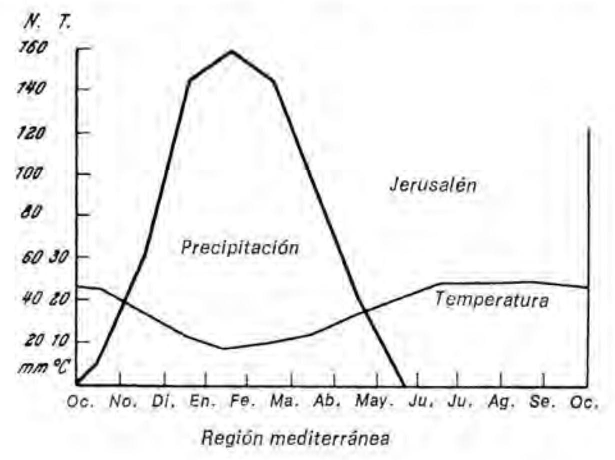
Trochain (1940) y Boudet (l. c.) tratan el clima y la vegetación de la parte occidental africana del círculo sudano-decánico de comunidades.

En el último decenio han aparecido algunos trabajos acerca de la vegetación del Africa occidental tropical, el círculo guineano de comunidades. Schnell (1952) da un resumen, distingue una serie de clases, órdenes y alianzas, y describe numerosas asociaciones.

La mitad meridional de Africa está ocupada, según Lebrun (1947) por el círculo sudano-zambésico de comunidades, por el círculo malgache y por el círculo del Cabo, totalmente distinto, particular y muy bien delimitado (véase figura 440).

Poco se puede decir de los círculos de comunidades de Australia, Asia, Sudamérica y Norteamérica, fuera de la región eurosibírica-boreoamericana, que incluye toda la parte norte del hemisferio septentrional. El conocimiento florístico de algunos países deja aún mucho que desear, y no existe ninguna revisión general de los elementos y territorios fitogeográficos en el sentido que dan a estos conceptos los investigadores europeos. La investigación fitosociológica no ha hecho más que empezar.

Donde está más adelantada es en los EE. UU. y en el Canadá, aunque sin que conduzca a una visión general o a una clasificación de los elementos fitogeográficos.



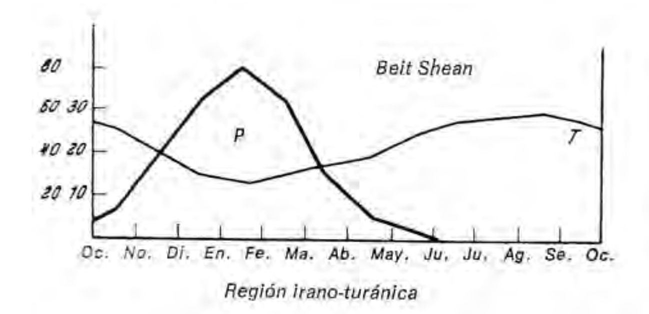




FIG. 459. Curvas higrotérmicas de las regiones mediterránea, irano-turánica y saharo-síndica de Palestina (según ZOHARY, 1962).

Se realizan preferentemente estudios ecológicos del hábitat, de sucesión y de dominancia fisionómica (véase WHITTAKER, 1962); las investigaciones florísticas y fitosociológicas están atrasadas.

A VELOSO, KLEIN y COUTINHO (1961, 1962) les debemos unos trabajos pioneros muy instructivos sobre la pluviisilva brasileña. Sus trabajos, orientados ecológica y sociológicamente, permiten una buena visión de la estructura florís-

tico-sociológica de la pluviisilva climácica. Los trabajos de KLEIN y VELOSO muestran que el método europeo de caracterización de las comunidades, basado en las relaciones de fidelidad, puede emplearse también con éxito en la selva virgen tropical.

Caracterización de los círculos de comunidades. Cada círculo de comunidades cuenta con un espectro de formas vitales característico, como ya lo ha indicado RAUNKIAER.

El círculo hiperbóreo-alpino de vegetación se caracteriza por el gran predominio de hemicriptófitos y caméfitos, mientras que los fanerófitos y terófitos son escasos.



FIG. 440. Círculos de comunidades (de vegetación) de Africa (según LEBRUN, 1947).

El círculo mediterráneo de vegetación se caracteriza por un máximo de terófitos, muchos nanofanerófitos, geófitos bulbosos y fanerófitos siempre verdes. En el eurosibírico-boreoamericano predominan los hemicriptófitos y fanerófitos caducifolios, con una gran disminución de terófitos y geófitos bulbosos, etc.

Para poner de relieve y delimitar los círculos de comunidades puede recurrirse a las siguientes características:

1. Presencia de comunidades vegetales de orden superior (órdenes, clases) propias o preferentes de la región, y su especialización desde el punto de vista florístico y ecológico, nivel de organización. Su relación respecto a las comunidades climácicas.
2. Extensión de las irradiaciones de otras regiones. Predominancia, recesión o ausencia de determinadas comunidades o formaciones.
3. Categoría jerárquica, número, grado de desarrollo, especialización ecológica de las unidades sistemáticas superiores (táxones endémicos) propias o preferentes de las comunidades de la región.

Como la sistemática fitosociológica se basa en unidades de área de distribución bien definida, las especies y las comunidades, el factor espacio alcanza una importancia sistemática esencial, y una clasificación de este tipo basada en las especies ha de conducir ineludiblemente a la unidad regional superior, históricamente significativa, el círculo de comunidades.

En el círculo de comunidades confluyen la clasificación fitosociológica y la fitogeográfica, basada en las áreas de los táxones; ambas tienen en común la misma base espacial.

Con los círculos de comunidades coinciden también esencialmente las grandes regiones biogeográficas de nuestro planeta, en cuya delimitación y caracterización hay que utilizar también criterios fitosociológicos y de la sistemática de táxones.

C) Espectro corológico

Tanto para la caracterización de las comunidades como para la aclaración de ciertas cuestiones de la formación del área resulta interesante el espectro geográfico de las comunidades. El conjunto de especies (sin las accidentales) se ordena según el punto de vista geográfico, y el resultado se expresa procentual-

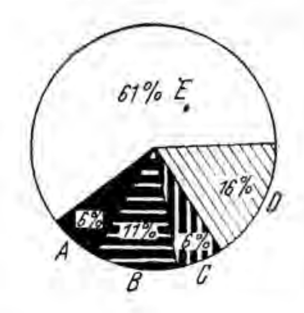


FIG. 441. Espectro geográfico del *Salicion herbaceae* de los Pirineos orientales en % de especies (de BR.-BL., 1948).

A Endemismos pirenaicos, 6%
B Orófitos mediterráneos, 11%
C Orófitos alpino-pirenaicos, 6%
D Orófitos medioeuropeos, 16%
E Especies nórdicas, 61%

mente. Para más claridad remitimos al espectro geográfico del *Salicion herbaceae* de los Pirineos orientales (Fig. 441). Se trata de una alianza nórdico-alpina de los vestisqueros, que a pesar de la situación meridional de los Pirineos orientales cuenta con un 61% de especies nórdicas, frente a sólo 17% de orófitos mediterráneos (incluidos los endemismos pirenaicos). Otros ejemplos se encuentran en el trabajo de BR.-BL. (1948) acerca de los Pirineos. El *Salicion herbaceae* de las montañas medioeuropeas representa, como el *Loiseleurio-Vaccinion*, el tipo boreoártico-alpino relictual (véase antes). Al tipo mediterráneo-terciario relictual pertenece toda una serie de asociaciones eumediterráneas y mediterráneo-montanas de las grietas de las rocas, que se han mantenido en ese lugar durante y después de la época glacial. Entre éstas se cuentan el *Asplenietum glandulosi* de los alrededores de Montpellier, el *Diantheto-Lavateretum maritimae* de la región de Narbona, el *Saxifragetum lingulatae* de los Alpes marítimos, pero también el *Hypericion balearici* y el *Brassico-Helichrysion rupestris*, alianzas que O. DE BOLÒS y MOLINIER (1958) han descrito como endémicas de las Baleares (véase pág. 704).

Los mapas de áreas de especies editados por MEUSEL y HULTÉN sirven para la preparación de los espectros de las áreas, ya que ahorran costosas investigaciones en los catálogos y tratados florísticos.

D) Cartografía de la vegetación

Donde mejor se refleja la distribución de la vegetación es en los mapas.

Cartografía de las especies. MEUSEL (1943, 1959, 1960) reúne las especies de distribución semejante en tipos de área, que ordena a su vez en distintas zonas de áreas según su distribución zonal y altitudinal.

De las relaciones entre la forma del área de las especies y los elementos de la flora resultan múltiples inferencias ecológicas e histórico-florísticas. Recientemente, MEUSEL y col. (1960) han empezado a introducir el comportamiento fito-

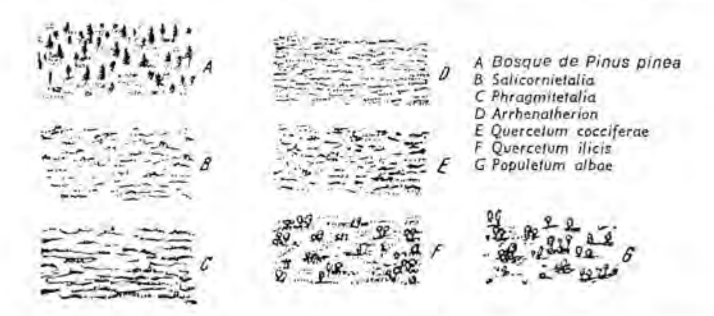


FIG. 442. Símbolos cartográficos de comunidades vegetales (según CASSINI, 1780).

sociológico de las plantas principales de la Alemania media en la investigación corológica; enriquecen así tanto los mapas de especies como los de la vegetación.

Límites de especies como indicadores climáticos. DU RIETZ (1952) ha mostrado que en las regiones florísticamente bien investigadas los límites de especies silvestres particulares pueden tener importante empleo como indicadores climáticos. En Suecia, el límite meridional de *Mulgedium alpinum* coincide con la existencia de ciento noventa días de helada y una innivación de ciento cuarenta (o bien ciento veinte) días.

Naturalmente, una vez conocidas y situadas en mapas las comunidades vegetales pueden utilizarse mucho mejor que las especies solas como indicadores climáticos.

Cartografía de las formaciones. La representación cartográfica de las grandes unidades fisionómicas de vegetación se ha establecido desde hace tiempo.

Como primeros precursores de los mapas de formaciones utilizables en fitosociología pueden considerarse los mapas de las diócesis del sur de Francia y los mapas de CASSINI, 1:86 000 (aprox. 1780), que representan los cultivos, los bosques y los matorrales.

Estos mapas no son sólo históricamente valiosos, sino que son también bases importantes para la comparación de la vegetación a lo largo de mucho tiempo.

Mapa de Cassini. Esto afecta especialmente al mapa de CASSINI, que durante casi un siglo debe haber permanecido insuperado. En la región del curso bajo del Ródano se distinguieron ya en 1780 no menos de ocho tipos distintos de vegetación y se indicaron en el mapa mediante símbolos especiales.

Los cinco tipos de bosque, correspondientes en parte a asociaciones actuales son:

encinar (*Quercetum ilicis galloprovinciale*), robledal (*Quercetum ilicis pubescentosum*), alameda (*Populetum albae*), pinar, matorrales de coscoja y de romero.

Se distinguen también carrizales (*Scirpo-Phragmitetum*) y poblaciones de salsoláceas. Se indican también en el mapa los viñedos.

Un avance notable respecto a este mapa francés, muy adelantado en su tiempo, suponen, según HUECK (1952), solamente los mapas de vegetación aparecidos a finales del siglo pasado, como los realizados por DRUDE para la Alemania media, y BRACKEBUSCH para el noroeste de Argentina.

Con el inicio del siglo XX comienza la verdadera representación fisionómica de la vegetación en mapas, que tuvo rápidamente una gran difusión, de modo que actualmente hay grandes regiones de la Tierra representadas en estos mapas, aunque de un modo muy desigual.

Mapas a pequeña escala de países. Se dispone de mapas completos de países, entre otros, de Suiza (1:200 000) por E. SCHMID, de Rumania (1:500 000) por DONITA, LEANDRU, PUSCARU y SOROCEANU, y de la Unión Soviética (1:4 000 000) por LAWRENKO y SOCHAVA.

Estos mapas ponen de relieve a grandes trazos la distribución de la vegetación y de las grandes zonaciones.

El mapa a pequeña escala del sureste de Europa realizado por HORVAT (1962), tiene una base fitosociológica. Las unidades biogeográficas regionales se caracterizan aquí por unidades fitosociológicas (alianzas climácicas).

Naturalmente, la fidelidad de los mapas no depende tan sólo del cartógrafo y su capacidad, sino también del nivel de conocimiento del terreno y de las posibilidades de realización de los mapas. Por ello, en los mapas a pequeña escala de Venezuela se distingue entre límites de vegetación exactos, menos exactos e inexactos (HUECK, citado en KÜCHLER, 1960).

Los mapas a pequeña escala permiten tener una idea a grandes rasgos de la distribución de la vegetación en la región representada, pero su valor fitosociológico práctico es limitado, ya que a escalas superiores a 1:50 000 sólo pueden representarse unidades superiores de vegetación, alianzas, órdenes y clases siempre que ocupen grandes áreas, o bien comunidades climácicas y unidades fisionómicas superiores. La mayoría de las comunidades sustituyentes quedan excluidas por ser demasiado pequeñas, a no ser que algunas de ellas se representen por puntos, cifras o letras. Las comunidades climácicas son las más apropiadas para la representación a pequeña escala.

En las regiones insuficientemente conocidas desde el punto de vista florístico, o difíciles de estudiar, sólo puede considerarse normalmente la represen-

tación de las unidades fisionómicas, bosques, matorrales, prados, pantanos, etc.; según los casos pueden añadirse otros detalles.

En cuanto a la coloración, lo mejor es seguir los consejos de GAUSSEN (1957, 1961).

Mapas fitosociológicos. Los mapas fitosociológicos de la vegetación son relativamente recientes.

El primer mapa de tipos de vegetación concebido florísticamente se remonta a C. SCHRÖTER, quien en su mapa del valle de St. Antönien, aparecido en 1894, distinguía no menos de 47 comunidades y las indicaba con cifras en el mapa topográfico a 1:50 000.

Inspirados por FLAHAULT aparecieron diez años más tarde los pequeños mapas de vegetación de los alrededores de Montpellier, de BLANC y HARDY, así como el mapa de HARDY de la vegetación de Escocia.

Pero los primeros mapas de vegetación en los que se indican claramente delimitadas las comunidades vegetales del nivel de alianza o de asociación son los del valle del curso alto del Rhin de HAGER (1916), el mapa de Lauterbrunnen de LÜDI (1921) y el mapa de SZAFER, PAWLOWSKI y KULCZYNSKI (1923).

Desde entonces han aumentado rápidamente los mapas fitosociológicos.

En Francia apareció en 1926 el primer mapa en colores de las comunidades vegetales del macizo de Monts-Dores (1:80 000) de A. LUQUET. Siguió RENÉ MOLINIER en 1936 con un mapa de la montaña de la Sainte Baume, y posteriormente una serie de mapas a mayor escala. MOLINIER sigue estando en la primera línea de los cartógrafos de la vegetación, colaboradores del «Service de la Carte des Groupements végétaux de la France», creado en 1947 por L. EMBERGER y J. BRAUN-BLANQUET bajo los auspicios del C.N.R.S., y que ha publicado numerosos mapas.

OBERDORFER, y sobre todo R. TÜXEN, director de la Oficina Federal para la Cartografía de la vegetación en Stolzenau, se ocupan en Alemania de la cartografía fitosociológica.

Stolzenau había terminado en 1954 no menos de 216 mapas, y en 1963 la cifra aumentó a 850, de los que 15 (96 hojas) han sido publicados.

Bélgica posee en el Centre de Cartographie Phytosociologique, creado en 1947 por J. LOUIS, J. LEBRUN y A. NOIRFALISE, una institución a la que debemos una serie de magníficos mapas a 1:20 000 (véase LEBRUN, 1954).

El Centro Soviético de Cartografía, construyendo a partir de los trabajos de ALECHIN y GROSSHEIM (mapa del Cáucaso), entre otros, se ocupa en primer lugar de la cartografía a pequeña escala de su enorme territorio, hecho también válido para los Estados Unidos y el Canadá.

A. W. KÜCHLER ha presentado al Congreso Internacional de Botánica de Montreal algunos mapas en colores de la vegetación (1:25 000) del Mount Desert Island (Maine). Se basan en fotografías aéreas que se han completado y corregido con inventarios precisos de la vegetación en el campo.

Para una cartografía fitosociológica significativa es imprescindible el conocimiento florístico de las comunidades vegetales de la región.

En este aspecto se estuvo también de acuerdo en el Simposio de Cartografía Fitosociológica y Edafológica de Stolzenau (1959).

Mapas fitosociológicos y edafológicos. El trabajo conjunto de Fitosociología y Edafología, realizado desde hace tiempo por GRAČANIN en Croacia, y BRAUN-BLANQUET, PALLMANN y BACH en el Parque Nacional Suizo, se ha visto reflejado

también en la cartografía. En diversos países la cartografía fitosociológica va paralela con la edafológica (véase SOUGNEZ, 1954, y WESTHOFF, 1954).

Los mapas coinciden tanto mejor cuanto más se basa la cartografía edáfica para la diferenciación de sus tipos, en caracteres que están de acuerdo con la vegetación y su desarollo. No debe esperarse una concordancia total de los mapas, a no ser que el cartógrafo del suelo se limite en el estudio del perfil a las unidades inferiores de vegetación (subasociaciones, variantes).

Tampoco debe esperarse una concordancia absoluta entre mapas edáficos y de la vegetación, aunque los mapas en colores del suelo y la vegetación, como los realizados por FOCAN y MULLENDERS (1955) en el Congo Belga, posibilitan la elaboración de un nuevo mapa en colores que represente la forma potencial más productiva de utilización del suelo.

Mapas de comunidades submarinas. La cartografía submarina se ocupa de comunidades vegetales relativamente sencillas florísticamente, pero que incluyen una rica vida animal, por ello lo mejor es cartografiarlas desde un principio como biocenosis. ROGER MOLINIER y S. PICARD (1933) han investigado y cartografiado las biocenosis en el Mediterráneo con la utilización de los métodos aportados por la Fitosociología; dispusieron para ello de los medios del Instituto Oceanográfico de Marsella. Las coloraciones, correspondientes a las utilizadas habitualmente en Francia, indican la disminución de la luminosidad y abarcan desde el rojo en la superficie hasta el violeta en profundidad.

Cartografía de la vegetación potencial (mapas de clímax). Normalmente los mapas de clímax representan la vegetación potencial natural (véase pág. 615), tal como se instauraría si no hubiese intervención humana. En su elaboración tiene la fantasía un amplio campo; aunque sólo sea por eso, es aconsejable elegir una escala pequeña para esta cartografía. De la larga lista de este tipo de mapas (véase TÜXEN, 1956), resulta que la mayoría de los mapas de clímax se han realizado a escala de 1:200 000 o superior. En la cartografía de los bosques de un país de antigua cultura ya no es de interés principal el estado artificial actual, provocado por la silvicultura, ni tampoco la clímax, sino el problema de cómo sería el bosque sin la intervención humana, ya que de ello el silvicultor puede sacar cuáles son las posibilidades. No obstante, de todos los tipos de cartografía de la vegetación el más difícil es el de la vegetación natural potencial actual, porque es la que requiere mayores conocimientos fitosociológicos y edafológicos, así como experiencia cartográfica. La vegetación natural potencial actual puede ser cartografiada por ello únicamente por fitosociólogos expertos (TÜXEN, 1956).

Cartografía paleobotánica. BUDDE (1950) ha intentado la cartografía de la vegetación prehistórica de Westfalia. Un ejemplo modélico de la representación histórica de la vegetación lo constituyen los mapas de SCHWICKERATH (1:25 000, 1954), que se basan en estudios fitosociolgicos, de archivo y de análisis polínico realizado durante muchos años. SCHWICKERATH cartografió una extensa región de los alrededores de Aquisgrán en tres épocas muy distanciadas temporalmente, en el período del haya (Atlanticum), alrededor de 1800, y en el presente, y comparó los mapas entre sí.

Recomendaciones para la cartografía. La cartografía fitogeográfica y fitososociológica se ha tratado profundamente en los simposios de Stolzenau (1959) y

Toulouse (1960). R. MOLINIER (1961) da un resumen digno de consideración, que se basa principalmente en investigaciones fitosociológicas propias en el sureste de Francia. Ha levantado 65 hojas a 1:20 000 (de las que se han publicado tres) y 82 están en preparación.

Sus ideas se han tenido en cuenta, en las siguientes recomendaciones, referentes a la cartografía fitosociológica.

Escala. La escala del mapa ha de estar de acuerdo con el fin perseguido y con la base topográfica de que se disponga. Para la representación de las asociaciones y sus subunidades resultan adecuadas las escalas de 1:50 000, o mejor aún, 1:20 000, 1:5000 ó 1:2000.

Las unidades superiores de vegetación (alianzas, órdenes, clases) pueden representarse también en mapas de menor escala, pero las alianzas e incluso los órdenes ocupan superficies frecuentemente muy pequeñas, de modo que su representación, caso de ser posible, tendría un aspecto muy desmenuzado.

La claridad y precisión de los mapas depende de su escala y del cartógrafo.

Elección de colores. La coloración depende de la región que vaya a cartografiarse y del número de unidades que se consideren. Para las comunidades xéricas resultan apropiados en general los tonos rojos o amarillos, y para las comunidades acuáticas y palustres los tonos azules o violetas.

A las comunidades semejantes deben corresponderles tonos semejantes.

En principio, cada clase u orden debe tener un color básico característico. Las alianzas y asociaciones a ella pertenecientes se diferencian con tonalidades de distinta intensidad, de modo que las comunidades que ocupan sólo pequeñas superficies reciben preferentemente la tonalidad más oscura. Las asociaciones y sus subunidades pueden diferenciarse también por símbolos negros discretos (puntos, rayas, cifras) o letras (Q. i. *Quercetum ilicis*). Por lo general son preferibles los colores suaves que permiten apreciar el conjunto con claridad.

Ya que el número de los colores básicos ha de ser limitado, no puede llevarse al papel cualquier tonalidad apetecible. Cada gran región de vegetación, cada círculo de comunidades requiere una escala especial de colores.

Para toda Europa hay que contar con cuatro o más escalas de colores, para los círculos de cumunidades mediterráneo, eurosibírico, aralo-cáspico (irano-turánico) y para las altas montañas y las regiones hiperbóreas.

La escala de colores del círculo mediterráneo de comunidades es:

verde para las comunidades forestales y maquias (*Quercion ilicis*),
rojo para tomillares y matorrales bajos,
amarillo a marrón pálido para los pastizales xéricos,
azul y violeta para las comunidades acuáticas y palustres,
marrón oscuro para las comunidades halófilas,
oliva y gris para las comunidades de cultivo,
marrón negruzco, negro para las comunidades rupícolas y de pedregales.

En la Europa media no hay tomillares o comunidades semejantes. Por tanto, el rojo queda libre para las comunidades de landas. Los prados húmedos y de siega, que no están o tienen una extensión muy pequeña en la región mediterránea, juegan un papel muy importante en la Europa media; pueden indicarse por un amarillo pálido. Por lo demás, los colores básicos de la escala coinciden con los de los países mediterráneos. Además, en la práctica se ve que no se puede mantener una actitud demasiado esclava respecto a las normas.

La escala para las altas montañas requiere modificaciones esenciales en los colores, ya que aquí las comunidades de ventisqueros, de pedregales, de rocas, de megaforbios, de pastizales bajos y de arbustos enanos están intensamente representados, mientras que los grandes cárices y las comunidades acuáticas superiores están muy disminuidas o faltan.

Por lo general, el color se dibuja en toda la superficie. Precisamente para los países montañosos resulta apropiado otro método introducido por E. CAMPELL, según el cual el color se dispone en líneas que siguen a las curvas de nivel. De este modo se manifiestan muy bien las diferencias de vegetación debidas al relieve.

En el caso de mezclas se utilizan bandas verticales anchas con los colores de las comunidades (asociaciones) mezclados.

Etapas iniciales e intermedias. Las etapas iniciales de las asociaciones, tal como se presentan frecuentemente, sobre todo en los campos abandonados, se diferencian igualmente por bandas verticales, pero alternando el color de la asociación con el blanco, con lo que se excluye cualquier confusión con las mezclas de comunidades en las que alternan distintos colores.

La mejor manera de representar las etapas regresivas o de degradación de una asociación es mediante bandas horizontales (color de la asociación y blanco). Estados de degradación de este tipo alcanzan gran expansión precisamente en antiguos países de cultura.

Las transiciones paulatinas de una comunidad a otra, caso de que sean reconocidas como tales y se vea el sentido de la modificación, deben representarse como mezclas en los mapas, indicando con una flecha el sentido de desarrollo.

Elección de signos. Las comunidades raras, interesantes, de extensión limitada, deben indicarse mediante puntos de color, cruces, círculos, etc. Serían de desear unos símbolos reconocidos comúnmente, por lo menos para los principales géneros de árboles de un círculo de vegetación.

RÜBEL hizo ya unas propuestas en este sentido en 1916. Los símbolos propuestos por GAUSSEN (2.ª ed., 1951) son los que tienen actualmente una mayor probabilidad de ser utilizados de modo general. DANSEREAU (1961) ha propuesto en el simposio de Cartografía de Toulouse unos símbolos muy amplios, que abarcan también los elementos estructurales, e incluso las condiciones del hábitat de la comunidad. No obstante, no debe olvidarse que un exceso de símbolos dificulta en gran manera la lectura, por lo que el número de las pequeñas comunidades o especies particulares representadas por símbolos específicos debe limitarse a los imprescindibles.

Ejecución de la cartografía. Los mapas de comunidades a gran escala de Europa y el norte de Africa se han realizado casi siempre según las unidades de vegetación de la escuela de Zürich-Montpellier, y son, por tanto, ampliamente comparables entre sí.

Al iniciar la cartografía es necesario tener muy claras las comunidades vegetales que deben representarse, así como también valorar adecuadamente las mezclas y los empobrecimientos determinados por la acción antropozoógena. Por ello en el trabajo de campo es imprescindible considerar la pertenencia fitosociológica de cada mancha de la vegetación.

Trabajo de campo. En la cartografía de campo se recortan las hojas que deben cartografiarse, y lo mejor es pegarlas sobre un cartón. Cada comunidad

cartografiada recibe ya en el campo un color determinado, o un símbolo cuando sólo cubre pequeñas áreas. El color debe destacarse claramente, pero no ha de coincidir siempre con el color definitivo en el mapa final.

Los colores y los símbolos se indican en el margen, junto a los nombres de las comunidades correspondientes. Debe pasarse lo más rápidamente posible al mapa en limpio; así se revelará donde deben hacerse más investigaciones o comprobaciones.

Se cartografía la comunidad presente en el momento del inventario; en el caso de comunidades alternantes, aquella que ocupa el suelo durante la mayor parte del año. Todos los datos acerca de las modificaciones temporarias de comunidades, cambios regulares de cultivos, tendencias dinamo-genéticas, hechos bioclimáticos, geológicos y edafológicos se indican en pequeños mapas marginales o bien en el texto acompañante.

En las regiones de vegetación insuficientemente conocida, como en los trópicos, es necesario estudiar primero las comunidades y representarlas en tablas. Para cada inventario particular hay que hacer un pequeño herbario; se reúnen las especies de cada inventario y se comparan. Cada forma desconocida recibe un nombre provisional (preferentemente un nombre popular). Las especies se clasifican luego mediante herbarios o por especialistas. De este modo puede trabajarse fitosociológicamente con éxito, incluso en los trópicos, tal como lo demuestra el ejemplo de los investigadores franceses y belgas en el Africa tropical. Podrá darse frecuentemente el caso de que en la representación cartográfica de una asociación haya que representar por símbolos el estrato arbóreo, caso de que el árbol dominante no sea específico de la comunidad cartografiada, hecho que es frecuente en las especies leñosas de los bosques claros, como *Pinus, Eucaliptus* y en algunas plantaciones de árboles. Entonces se representa mediante el color de fondo la vegetación básica, mientras que los árboles dispersos reciben unos símbolos. Este es el caso de la mayoría de bosques de *Pinus* de la región mediterránea y de Portugal. Las poblaciones cultivadas de coníferas son generalmente coetáneas, de modo que al símbolo del árbol se le puede añadir otro de la edad de toda la población.

Un punto indica poblaciones de edad entre diez y veinte años, dos puntos las de veinte a cincuenta años, etc. El mal desarrollo de la población puede expresarse por uno o dos «oo». Este tipo de representación tiene sus ventajas en las regiones forestales muy influidas por el hombre, como la Sologne en el oeste de Francia, donde extensos cultivos de pino albar han conducido a lo largo del tiempo a una degradación del suelo, que en algunos lugares dificulta en gran manera incluso el desarrollo del pino (véase Fig. 170).

TÜXEN y PREISING (1951) han establecido normas y han hecho unas proposiciones muy detalladas para los cartógrafos alemanes.

Fotografías aéreas. En 1922 se tomaron ya en Ontario (Canadá) fotografías aéreas de grandes regiones forestales, que permiten una cartografía provisional. En el norte de Rodesia y en el delta del Irawadi se han utilizado fotografías aéreas para la diferenciación de tipos de vegetación. Los mapas dieron buenas relaciones de dependencia entre la cubierta vegetal y el inventario geológico; de las comunidades vegetales cartografiadas podían sacarse conclusiones acerca de las características del suelo.

Fotografías aéreas del Senegal, publicadas por A. CHEVALIER (1930), permiten ver claramente las formas arbóreas particulares; el observador familiarizado

con las especies las reconoce fácilmente en las fotografías por la forma de la copa.

La fotografía aérea ha adquirido desde entonces una utilización cada vez mayor; se ha utilizado particularmente en silvicultura para la cartografía a pequeña escala de las formaciones. Las fotos a escala 1:20 000 tomadas a 3000 m de altura por el Servicio Forestal Finlandés permiten distinguir las turberas de arbustos enanos y las de esfagnos, lo mismo que las landas boscosas secas y húmedas. También pueden reconocerse muchos detalles de las turberas altas y de otros tipos de turberas de Karelia, cuya cartografía en el campo requeriría mucho trabajo y mucho tiempo. Ya que los fotógrafos aéreos finlandeses pueden captar 600 km^2 (1:20 000) durante un vuelo, una fotografía aérea de pocas horas puede ahorrar al cartógrafo el trabajo de semanas, e incluso meses (LINKOLA, 1941). De todos modos, las fotos a 600 m de altura a escala 1:8000 de KITÄNEN y TUURA (1938) dan resultados mucho más exactos.

SJÖRS (1948) da unas fotos aéreas muy instructivas de la región de turberas de Suecia, tomadas desde unos 260 a 3000 m de altura.

Si la iluminación es favorable, pueden aún diferenciarse a alturas de 2000 m comunidades vegetales particulares, asociaciones y alianzas, e incluso puede hacerse el levantamiento cartográfico desde el avión si se conocen las comunidades. La altura de vuelo debe estar naturalmente en relación con el relieve. Varía también con las comunidades que deben registrarse. Las alturas más favorables para un vuelo lento parecen ser de las 500 a 600 m. Las diferentes comunidades de pastizales pueden diferenciarse por su tonalidad.

Muy fácilmente reconocibles son las zonaciones en los lagos y las grandes zonaciones submarinas de algas si la iluminación es buena.

También se destacan claramente en las fotos aéreas las comunidades de dunas, algunas de turbera, de landas, de matorrales y forestales, así como las comunidades de cultivos.

Sin embargo, es recomendable una comprobación de los límites o la inspección de líneas de recorrido prefijadas.

Para la cartografía desde el aire y la fotografía aérea son las mejores épocas aquellas con intensos contrastes de color, la floración para comunidades de *Ulicion*, de *Rhododendro-Vaccinion* y de *Rosmarino-Ericion*, y, para el bosque planifolio y algunas comunidades de arbustos enanos, la época del cambio de color y caída de la hoja. Las poblaciones de *Vaccinium myrtillus* y *V. uliginosum*, de *Arctostaphylos alpina*, de *Calluna*, de *Juniperus nana* y de *Trichophorum caespitosum*, así como el *Caricetum firmae*, el *Elynetum* y el *Curvuletum* se diferencian en ciertos momentos por intensos contrastes de color.

BECKING (1959) recomienda fotos en color desde el avión para la cartografía de los bosques, ya que dan mejores resultados que las fotos en blanco y negro para la diferenciación del estrato arbóreo y el inferior, así como para el reconocimiento de los tipos de suelo. La mayoría de las especies leñosas se diferencian claramente por el color del follaje. Según BECKING, los vuelos bajos para fotos a escala 1:8000 ó 12 000 son del mayor valor forestal.

Recientemente, KURTH y RHODY (1962) tratan con mucho detalle la cartografía aérea de los bosques y también exponen el modo de obtención de fotoplanos y atlas fotográficos.

Buenos planos de fotografías aéreas pueden elevar sustancialmente la precisión de los mapas de vegetación, tal como lo demuestran los mapas de la isla de Baltrum (TÜXEN, 1956) y del curso medio del Elba (WALTHER, 1959). No

obstante, la cartografía aérea no puede sustituir nunca totalmente a la realizada desde el suelo.

De gran valor para los cartógrafos son las revisiones y descripciones completas de las comunidades vegetales, como las que existen actualmente para grandes regiones:

TÜXEN (NW de Alemania), FUKAREK (parte del NE de Alemania), OBERDORFER (Alemania meridional), LEBRUN y LOUIS (Bélgica), WESTHOFF, SISSINGH y colaboradores (Holanda), PAWLOWSKI y col. (partes de Polonia), VON SOÓ (Hungría), HORVAT, HORVATIĆ (partes de Yugoslavia), BR.-BL. (parte de los Alpes suizos), PIGNATTI (Venecia), BR.-BL. y col. (Francia meridional), BR.-BL. y BOLÒS (estepa del Ebro), BOLÒS (partes de Cataluña), RIVAS GODAY, RIVAS MARTÍNEZ y BORJA CARBONELL (partes de España) y QUÉZEL (partes del norte de Africa).

Valoración de los mapas de vegetación. Actualmente existe unanimidad acerca de la gran importancia práctica de los mapas de vegetación. Si se planean medidas forestales o de agricultura, brindan un gran valor orientativo en los países áridos o tropicales en vías de desarrollo, pero también en las regiones de cultura, con la agricultura en retracción.

El mapa significa ganancia de tiempo para el director técnico, y constituye también, si es lo suficientemente exacto, una base sólida para estudios de sucesión a largo plazo.

Mediante los mapas se hacen más asequibles los resultados de la costosa investigación fitosociológica, tanto al práctico como a un círculo más amplio de interesados. Suministran una base indiscutible para los planes de la silvicultura y la agricultura a largo plazo, y permiten ponerlos en consonancia con los conocimientos fitosociológicos.

Los mapas detallados posibilitan la valoración de las tierras forestales, de matorrales, de pastizales y de prados, y permiten, en unión del área, determinable en el mapa, de los distintos cultivos, situar sobre una base indiscutible la distribución de impuestos.

Para la valoración de los mapas de vegetación a gran escala es imprescindible un conocimiento profundo del valor indicador edáfico de las comunidades vegetales. Esto es válido en primer lugar para las unidades inferiores de vegetación, asociaciones y sus subunidades. Naturalmente, puede tomarse también cualquier agrupación de especies como indicadora del suelo, pero sus posibilidades de aplicación son ya menores, porque su cartografía ofrece grandes dificultades.

La cartografía fitosociológica se ha mostrado muy útil en la práctica de la agricultura. En Holanda y Alemania septentrional se consideran primero las indicaciones del mapa de vegetación para la mejora de los prados (DE BOER, 1961; DE VRIES; TÜXEN). En Suiza se consulta el mapa de vegetación con finalidades catastrales.

En el Simposio de Stolzenau hablaron MEISEL, SEIBERT, SPEIDEL, WAGNER y ZIANÉ de la utilización de los mapas en la mejora y en la evaluación de los daños causados por las aguas, y FIDEMAN informó de la cartografía de la vegetación como base para planes estatales de establecimiento de espacios naturales protegidos.

EMBERGER (1955) resalta, entre otros, el valor de los mapas de vegetación para el urbanismo y la protección de la naturaleza, acciones hidráulicas, higiene y proteción de terrenos. MOLINIER (1957) ha indicado su valor pedagógico.

Igual que los mapas geológicos y pedológicos, los fitosociológicos pertenecen también actualmente al equipo necesario para el biólogo de campo y para el práctico.

Como cada comunidad se encuentra siempre bajo condiciones determinadas y persistentes, y aparece allí donde se realizan estas condiciones, su valor indicador permite prever los resultados de las inferencias humanas, determinados cultivos, formación de pastizales, introducción de especies leñosas, repoblaciones forestales, etc., de modo que se evitan los fallos burdos.

Hemos de privarnos de entrar aquí con más detalles en la valoración de los mapas fitosociológicos.

La «Angewandte Pflanzensoziologie» («Fitosociología aplicada»), serie de publicaciones del Instituto Cartográfico de la Vegetación en Stolzenau, dirigido por Tüxen, publica utilizaciones prácticas de gran estilo. Numerosos trabajos importantes se encuentran en los resultados de la Jornada para la Cartografía Vegetal (1953), «Pflanzensoziologie als Brücke zwischen Land- und Wasserwirtschaft» («La fitosociología como puente entre la agricultura y la técnica hidrológica). El que quiera orientarse mejor en estos temas debe recurrir a Horvat (1950), Molinier (1951), Tüxen y Preising (1951), Westhoff (1954), Von Soó (1954), Meisel (1955), Zólyomi, Jakucs, Baráth, Horánszky (1955), Oberdorfer (1957), Apinis (1959), Br.-Bl. (1960), etc.

Damos aquí un único ejemplo, pero de peso, que no ha contribuido poco a la decisión de crear el «Service de la Carte des Groupements Végétaux du C.N.R.S.» en Francia.

Una importante empresa industrial francesa había adquirido durante la última guerra grandes terrenos en la región de la desembocadura del Ródano, con el fin de plantar *Arundo donax* para la obtención de celulosa. Las plantaciones crecían perfectamente, siempre que estuvieran sobre suelos anteriormente trabajados; pero en cuanto los cultivos pasaron a terreno natural ocupado por distintas comunidades vegetales, no se pudo conseguir que *Arundo* tuviese un buen desarrollo, a pesar de grandes trabajos y grandes gastos para el regadío y el avenamiento.

Los análisis de suelo dieron un contenido elevado en carbonatos, y en algunos lugares un contenido significativo en sales, que variaba local y temporalmente. Para poder estimar las posibilidades de cultivo de *Arundo,* se recomendó la elaboración del mapa fitosociológico de la propiedad a escala 1:5000, y se realizó en pocos días.

El mapa de la vegetación puso claramente de manifiesto que aproximadamente el 40% de la superficie estaba ocupada por comunidades halofíticas del *Salicornion fruticosae,* que indican un contenido de sal en verano superior al 8 ó 10%. Algo menos extensas eran las comunidades mediana o débilmente halófilas del *Juncion maritimi,* y, por último, ocupaban grandes áreas las comunidades palustres de agua dulce de las alianzas del *Magnocaricion* y del *Phragmition,* con el pie en el agua.

Con estos resultados cartográficos podía predecirse con toda seguridad que, sin costosos trabajos de mejora, dos tercios del área eran totalmente inapropiados para el cultivo previsto de *Arundo* debido al contenido demasiado elevado de sal, o por el nivel demasiado elevado del agua.

El intento de cultivo, que había costado millones, se abandonó visto el resultado de la cartografía, y el terreno fue vendido.

BIBLIOGRAFIA

AALTONEN, V. T.: Über den Aziditätsgrad des Waldbodens. Comm. Inst. quaest. forest. Finl. *9*, 1925.

ABBAYES, H. DES: La végétation lichénique du massif armoricain. Etude chorologique et écologique. Rennes 1934.—Ders.: Excursion lichénologique en Bretagne. Not. bot. de l'itinéraire VIII[e] Congr. intern. Bot. Paris-Nice 1954.

ABOLIN, R. J.: Phytosoziologie und Landwirtschaft. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobot. de l'Univ. de l'Asie Centrale *1*, 1925. Résumé.

ADAMSON, R. S.: The vegetation and flora of Robben Island. Trans. Roy. Soc. South Africa *22*, 1934.

ADJANOHOUN, E. J.: Étude phytosociologique des savanes de basse Côte d'Ivoire (Savanes lagunaires). Vegetatio *11*, 1-2, 1962.

ADRIANI, M. J.: Recherches sur la synécologie de quelques associations halophiles méditerranéennes. Comm. S.I.G.M.A. *32*, 1934.—Ders.: Sur la transpiration de quelques halophytes cultivées dans des milieux différents en comparaison avec celle de quelques non-halophytes. Konnink. Akad. van Wetensch. te Amsterdam Proceed. *40*, 6, 1937.—Ders.: Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau des halophytes de la région néerlandaise méridionale ainsi que de la Méditerranée française. Thèse Amsterdam. Comm. S.I.G.M.A. *88a*, Batavia 1945.—Ders.: Sur l'epharmonie et le bilan d'eau de quelques Salicornies de l'Hérault. Vegetatio *5-6*, 1954.

AICHINGER, E.: Vegetationskunde der Karawanken. Diss. Wien. Jena 1933.—Ders.: Können wir eine gemeinsame Plattform für die verschiedenen Schulen in der Waldtypenklassifikation finden? Silva Fennica *105*, 1960.—Ders.: Forstliche Pflanzensoziologie. Vegetatio *9*, 6, 1960.—Ders.: Vegetationskundliche Studien im Raum des Faaker Sees. Carinthia II *70*, 2, 1960.

ALBAREDA-HERRERA, J. M. y HOYOS DE CASTRO, A.: Clasificaciones y tipos de suelo. An. Inst. de Edaf., Ecol. y Fisiol. veg. *2*, 2, 1943.

ALBERTSON, F. W. and WEAVER, J. E.: Injury and death or recovery of trees in prairie climate. Ecol. Monogr. *15*, 1945.

ALBERTSON, N.: Das grosse südliche Alvar der Insel Öland. Svensk Bot. Tidskr. *44*, 2, 1950.

ALECHIN, W. W.: Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität? Englers bot. Jahrb., Beibl. *135*, 1925.—Ders.: Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ihr Wesen und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen. Repert. Spec. nov. 37, 1926.—Ders.: Die vegetationsanalytischen Methoden der Moskauer Steppenforscher. Handb. der biol. Arbeitsmeth. *11*, 6, 1932.—Ders.: Les steppes de la région centrale du Tschernosiom. Voronèsje 1934.—Ders.: Le problème de la phytocénose avec quelques données nouvelles. Rec. trav. Inst. bot. Moscou 1935.—Ders.: Pflanzengeographie. Moskau 1950 (en ruso).

ALEEM, A. A. und SCHULZ, E.: Über Zonierung von Algengemeinschaften (Ökologische Untersuchungen im Nord-Ostsee-Kanal, I.). Kieler Meeresforschungen *9*, 1, 1952.

ALLAN, H. H.: Indigenes versus aliens in the New Zealand plant world. Ecology *17*, 1936.

ALLISON, F. E.: The enigma of soil nitrogen balance sheet. Adv. Agron. 7, 1955.

ALLORGE, P.: Les associations végétales du Vexin français. Thèse, Nemours 1922.—Ders.: Essai de Bryogéographie de la Péninsule ibérique. Paris 1947.

ALLORGE, V. et P.: Sur la répartition et l'écologie des Hépatiques épiphylles aux Açores. Bol. Soc. Broteriana *13*, 2, 1938.

ALMQUIST, E.: Upplands vegetation och Flora. Acta Phytogéogr. suecica, *1*, 1929.

ALTEMÜLLER, H. J. und FRESE, H. (editores): Arbeiten aus dem Gebiet der Mikromorpho-

logie des Bodens. Weinheim/Bergstr. 1962. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. *97,* 3, *98,* 3 und *99,* 2/3, 1962.

ALVERDES, F.: Bio-Soziologie. Leipzig 1931.

ANDERSON, V.: Studies of the vegetation of the English Chalk. V. The water economy of the Chalk flora. Journ. of Ecol. *1,* 1927.

ANDERSSON, G. und HESSELMAN, H.: Verbreitung, Ursprung, Eigenschaften und Anwendung der mittelschwedischen Böden. Zweite internat. Agrogeologenkonf. Stockholm 1910.

ANDREÁNSZKY, G.: Sur les centres d'évolution des types biologiques. Acta Bot. Hung. *1,* 3-4, 1955.

ANSIAUX, J. R.: Un cryoscope à circulation de gaz réfrigéré. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *76,* 1944.—Ders.: Sur les variations de pression osmotique et d'hydratation de quelques espèces du district Hesbayen, au cours de l'année 1943. Centre Rech. écol. et phytosoc. de Gembloux, Comm. *6,* 1949.

ANTIPA, G. R.: La Biosociologie et la Bioéconomie de la Mer Noire. Bull. Sect. Scient. Acad. Roumaine, *15,* Bucarest 1933.

APINIS, A. E.: Mapping vegetation. Nature *184,* 1959.

ASHBY, E.: Statistical ecology. II. Reassessment. Bot. Rev. *14,* 4, 1948.

ASHTON, P. S.: Light intensity measurements in rain forest near Santarem. Brazil. Journ. of Ecol. *46,* 1958.

AUER, C.: Untersuchungen über Dürreresistenz und Wachstum von Lärchenkeimlingen auf verschiedenen Horizonten des Eisenpodsols subalpiner Arven-Lärchen-Waldungen. Vegetatio *1,* 1949.

AUER, V.: Verschiebungen der Wald-Steppengebiete Feuerlands in postglazialer Zeit. Acta Geogr. (Helsinki) *5,* 2, 1933.

AUERBACH, S. I. y colaboradores: Environmental radiation studies. Progress in terrestrial and fresh water ecology. Health Physics Division Annual Progress Report 1961.

AUGARDE, J.: Contribution à l'étude des problèmes de l'homogénéité en son application à la Phytosociologie. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Ser. B. *2,* 1, 1957.

AULITZKY, H.: Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. 1. Teil, Die Bodentemperatur oberhalb der zentralalpinen Waldgrenze. Arch. Met. Geoph. u. Biokl. B *10,* 4, 1961.—Ders.: 3. Teil, Die Bodentemperatur und ihre Beziehungen zu anderen Klimafaktoren. Arch. Met. Geoph. u. Biokl. B *11,* 3, 1962.

AYASSE, L. et MOLINIER, R.: Carte des Groupements Végétaux des environs de la Motte-du-Caire (B. A.) au 1/10.000e. Utilisation de la photo aérienne. Rev. Forest. française *9-10,* 1955.

BAAS, J.: Eine frühdiluviale Flora im Mainzer Becken. Jena 1932.

BACH, H.: Zur Standortsökologie heimischer Polytrichumarten im mittleren Kärnten. Kärntner Museumsschriften *24,* 1962.

BACH, R.: Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden (Humuskarbonatböden und Rendzinen). Diss. E. T. H. Zürich 1950.—Ders.: Résultats des recherches phytosociologiques et pédologiques en Suisse. 8e Congr. Intern. Bot., Rapp. Com. dép. lors du Congr. Sect. *7,* Paris 1956.

BACH, R., KUOCH, R. und IBERG, R.: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. II. Entscheidende Standortsfaktoren und Böden. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *30,* 1954.

BACH, R., KUOCH, R. und MOOR, M.: Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgen. N. F. *9,* 1962.

BACHMANN, E.: Kalklösende Algen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *29,* 1911.

BACHMANN, H.: Biologische Beurteilung der Gewässer. Schweiz. Zeitschr. f. Strassenwesen *23,* 1928.

BARKMAN, J. J.: Over oecologie en sociologie der cryptogame epiphyten. Vakbl. voor Biol. *26,* 3/4, 1946.—Ders.: Het Climaxprobleem in Nederland. Vakbl. voor Biol. *11, 12,* 1946.—Ders.: Le *Fabronietum pusillae* et quelques autres associations epiphytiques du Tessin (Suisse méridionale). Vegetatio *1,* 1950.—Ders.: Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen 1952. (Siehe auch Nachtrag.)

BARTOLI, CH.: Première note sur les associations forestières du massif de la Grande Chartreuse. Ann. Ecole Nat. Eaux et Forêts *19,* 3, 1962.

BASSALIK, K.: Über die Silikatzersetzung durch Bodenbakterien. Zeitschr. f. Gärungsphysiol. *2,* 3, 1913.

BATES, C. G.: The transect of a mountain valley. Ecology *4,* 1923.

BAUER, V.: Über das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeeres. Zool. Jahrb. *56,* 1928.

BAVER, L. D.: Soil physics, 3. Aufl. New York, London 1956.
BAYARD HORA, F.: The *p*H range of some cliff plants on rocks of different geological origin in the Cader Idris area of North Wales. Journ. of Ecol. 35, 1-2, 1947.
BEADLE, N. C. W.: Studies in wind erosion. Soil Conserv. Journ. 1948.—Ders.: The vegetation and pastures of western New South Wales with special reference to soil erosion. Sydney 1948.
BEADLE, N. C. W. and COSTIN, A. B.: Ecological classification and nomenclature. Proc. Linn. Soc. of New South Wales *77*, 1-2, 1952.
BEALS, E. W., COTTAM, G. and VOGL, R. J.: Influence of deer on vegetation of the Apostle Islands. Wisconsin Journ. of Wildl. Managem. *24*, 1, 1960.
BEARD, J. S.: Some ecological work in the Caribbean. Empire Forest Journ. *24* (1), 1945.
BECKER, Y., GUYOT, L., MASSENOT, M. et MONTEGUT, J.: Sur la présence d'excrétats radiculaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à *Brachypodium pinnatum* du Nord de la France. C. R. Acad. Sc. *231*, 1950.
BECKING, R. W.: Forestry applications of aerial color photography. Photogrammetric Engineering Sept. 1959.—Ders.: Quantitative evaluation of phytosociological data. Rec. Advances in Bot. Toronto 1961.—Ders.: Ein Vergleich der Holzproduktion im gemässigten und im tropischen Klima. In LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.—Ders.: Die Diskussion über das Produktionskalkül. Daselbst.
BEEFTINK, W. G.: Conspectus of the phanerogamic salt plant communities in the Netherlands. Biolog. Jaarb. *30*, 1962.
BEGER, H.: Praktische Richtlinien der strukturellen Assoziationsforschung im Sinne der von der Zürich-Montpellier-Schule geübten Methode. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11*, 5, 1930.—Ders.: Die Biologie der Eisenbakterien (Die Eisenfällung). GWF. Das Gas- und asserfach *80* und *81*, 1937 und 1938.
BÉGUÉ, L.: La Végétation Tropicale. Inst. Franç. de Pondichéry, Trav. sec. Sc. et Techn. *3*, 2, 1961.
BÉGUINOT, A.: La Vita delle Piante superiori nella Laguna di Venezia e nei territori ad essa circostanti. Venezia 1913.
BEIJERINCK, W.: De subfossiele plantenresten in de terpen van Friesland en Groningen. Fonds. Landb. Exp. Bur. 1916-1918, Wageningen 1929-1931.
BELLOT, F.: *Gypsophiletalia* Ord. Nov. Prov. incluible en la Clase *Ononido-Rosmarinetea* BR.-BL., Trab. Botan. Universidad de Santiago *5*, 1951, 1952.
BERG, L. S.: Die geographischen Zonen der Sowjetunion (traducción alemana). Leipzig 1958.
BERGER-LANDEFELDT, U.: Die Hydratur einiger Halophyten in ihrer Abhängigkeit von der Substratkonzentration. Beih. Bot. Centralbl. *51*, 1, 1933.—Ders.: Über den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden. Planta 37, 1949.—Ders.: Beiträge zur Messung der Evapotranspiration nach dem Austauschverfahren. Arch. Met. Geoph. u. Biokl. B *5*, 1, 1953.—Ders.: Zur schnellen Registrierung von Temperatur und Dampfdruck bzw. Taupunkt in und über Pflanzenbeständen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *67*, 9, 1954.—Ders.: Zur Messung der Feuchtigkeit in der Mikroglimatologie und Pflanzenökologie. Met. Abh. Inst. Met. Geoph. Fr. Univ. Berlin *2*, 4, 1955.—Ders.: Zum Celluloseabbau in Böden unter verschiedenem Baumwuchs. Oikos *11*, 2, 1960.
BERNER, L.: Les effets du froid exceptionnel de l'année 1956 sur la végétation provençale. Bull. Soc. Hist. nat. du Doubs *60*, 1956.
BERNICK, W.: Untersuchungen über den Taufall auf der Insel Hiddensee und seine Bedeutung als Pflanzenfaktor. Greifswald 1938.
BERTSCH, K.: Klima, Pflanzendecke und Besiedlung Mitteleuropas in vorund frühgeschichtlicher Zeit nach den Ergebnissen der pollenanalytischen Forschung. XVIII. Ber. der Römisch-germanischen Komm. 1928.
BERTSCH, K. und F.: Geschichte unserer Kulturpflanzen. Stuttgart 1947.
BESCHEL, R. E.: The copper swamp in the Aboushagan woods, North Sackville, B. Mss. fr. Marit. excurs. 9th. Intern. Bot. Congr. Montreal 1959.
BEUG, H.-J.: Beiträge zur postglazialen Floren- und Vegetationgeschichte II: Häufigkeit und Pollenmorphologie der in Süddalmatien nachgewiesenen Pflanzensippen. Flora *150*, 1961.
BHARUCHA, F. R.: Etude écologique et phytosociologique de l'association à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis* des garrigues languedociennes. Beih. Bot. Centralbl. *2*, 50, Comm. S. I. G. M. A. *18*, 1933.
BHARUCHA, F. R. and DE LEEUW, W. C.: A practical guide to plant sociology. Bombay 1957.
BIEBL, R.: Lichtgenuss und Strahlenempfindlichkeit einiger Schattenmoose. Österr. Bot. Zeitschr. *101*, 5, 1954.—Ders.: Lichtresistenz von Meeresalgen. Protoplasma *46*, 1-4,

1956.—Ders.: Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen I. Wasser und Temperatur. Protoplasmatologia *12,* 1962.

BILLINGS, W. D.: The structure and development of field shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil. Ecol. monogr. *8,* 1938.

BILLINGS, W. D. and DREW, W. B.: Bark factors affecting the distribution of Corticolus bryophytic communities. Amer. Midland Naturalist *20,* 2, 1938.

BIRAND, H.: Erste Ergebnisse der Vegetations-Untersuchungen in der zentralanatolischen Steppe 1. Bot. Jahrb. *79,* 3, 1960.

BIRECKA, H.: Influence of gibberellin and β-indole-acetic acid on plants of yellow and white lupine. Part 1. The growth and the development of plants. Acta Soc. Bot. Pol. *31,* 3, 1962.

BIRECKA, H. and ZEBROWSKA, J.: Dass. Part 2. The nitrogen and the alkaloid content. Acta Soc. Bot. Pol. *31,* 3, 1962.

BIRGER, S.: Die Vegetation einiger 1882-1886 entstandenen schwedischen Inseln. Englers bot. Jahrb. *38,* 3, 1906.

BJÖRKMAN, E.: The ecological significance of the ectotropic mycorrhizal association in forest trees. Svensk. Bot. Tidskr. *43,* 1949.

BJÖRKMAN, G.: Floran i trakten av äpartjakkos magnesit-fält. K. Svenska vetensk. Skrift. *33,* 1937.

BLANCK, E., BRAUN-BLANQUET, J. und HEUKESHOVEN, W.: Über einige Bodenprofile und deren zugehörige Waldvegetation aus der Umgebung von Montpellier. Chemie der Erde *9,* Comm. S. I. G. M. A. *33,* 1934.

BLISS, L. C.: Net primary production of Tundra Ecosystems. En LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

BLÖCHLIGER, G.: Kleinlebewesen und Gesteinsverwitterung. Zeitschr. f. Geomorph. *7,* 6, 1933.

BÖCHER, T. W. and BENTZON, M. W.: Density determination in plant communities. Oikos *9,* 1, 1958.

BODE, H. R.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Atmungsgrösse von der H-Ionenkonzentration bei einigen *Spirogyra*-Arten. Jahrb. f. wiss. Bot. *65,* 1925/26.

BÖER, A. C.: Plantensociologische Beschrijving van de orde der *Phragmitetalia.* Nederland. Kruik. Arch. *52,* 1942.

BOER, TH. A. DE: Die Anwendung der botanischen Grünlandbeurteilung in der niederländischen Kulturtechnik. Neue Ergebn. futterbaul. Forschung. Frankfurt (Main) 1961.—Ders.: Produktion und jahreszeitliche Produktionsverteilung von Gründlandvegetationseinheiten. En LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

BOGDANOWSKAÏA-GUIHÉNEUF, Y.: Contribution à l'étude de la reproduction par semences dans les associations der prairies. 1925.

BOHR, R.: Phytosociological studies on the periphyton in Lake Mamry. Stud. Soc. Sc. Torunensis, Sect. D, *6,* 1, 1962.

BOKOR, R.: Die Mikroflora der Szik-Böden mit Rücksicht auf ihre Fruchtbarmachung. Erdészeti Kisérletek *30,* 1928.

BOLAS, B. D.: The control of atmospheric humidity in a closed system. New Phytologist *25,* 1926.

BOLÓS, O. DE: Les zones de Vegetación de Catalunya. Barcelona 1957.

BOLÓS, O. DE y MASCLANS, F.: La vegetación de los arrozales en la región mediterránea. Collectanea Bot. *4,* 3, 1955.

BOLÓS, O. DE et MOLINIER, R.: Recherches phytosociologiques dans l'Ile de Majorque. Collectanea Bot. *5,* 3, Comm. S.I.G.M.A. *150,* 1958.

BOLÓS, A. y O. DE: Vegetación de las Comarcas Barcelonesas. Descripción geobotánica y catálogo florístico. Barcelona 1950.—Dies.: Efectos de los fríos de febrero de 1956 sobre la vegetación. Collectanea Bot. *5,* 1, 1956.

BORNEBUSCH, C. H.: The fauna of forest soil. Copenhagen 1930.

BORNKAMM, R.: Die Bunte-Erdflechten-Gesellschaft im südwestlichen Harzvorland. Ein Beitrag zur floristischen Soziologie von Kryptogamengesellschaften. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *71,* 7, 1958.—Ders.: Zur Lichtkonkurrenz von Ackerunkräutern. Flora *151,* 1960.—Ders.: Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus.* Ein sechsjähriger Dauerversuch. Bot. Jb. *80,* 1961.—Ders.: Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *74,* 1961.

BORZA, A.: Pflanzensoziolog. Eindrücke aus China. Vegetatio *8,* 5-6, 1959.

BOUDET, G. et DUVERGER, E.: Etude des pâturages naturels saheliens. Le Hodh (Mauritanie). Paris 1961.

BOULLARD, B. et MOREAU, R.: Sol, microflore et végétation. (Equilibres biochimiques et concurrence biologique.) Paris 1962.

BOURDEAU, PH.: L'outil statistique en écologie et sociologie végétales. Biométrie-Praximétrie Oct.-Déc. 1961.

BOYKO, H.: On the role of plats as quantitative climate indicators and the geo-ecological law of distribution. Journ. of Ecol. *35*, 1, 2, 1947.—Ders.: On the climax-vegetation of the Negev with special reference to arid pasture problems. Palestine Journ. Bot. *7*, 1949.

BRAGG, W. L.: Atomic structure of minerals. New York 1937.

BRAUN (-BLANQUET), J.: Über die Entwicklung der Soldanellen unter der Schneedecke. Jahresber. Nat. Ges. Graub. *50*, 1908.

BRAUN-BLANQUET, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. N. Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges. *48*, 1913.—Ders.: Les Cévennes méridionales (masif de l'Aigoual). Arch. sc. phys. et nat. *48*, 1915.—Rers.: Essai sur les notions d'élément et de territoire phytogéographiques. Arch. sc. phys. et nat. 1919.—Ders.: L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Zurich et Paris 1923.—Ders.: Prinzipien einer Eystematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grunlage. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. *57*, 1921.—Ders.: Schedae ad Floram Raeticam Exsiccatam. Jahresber. Nat. Ges. Graub. 1918-1925.—Ders.: Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich *70*, 1925.—Ders.: L'association végétale climatique et le climax du sol dans le Midi méditerranéen. Bull. Soc. Bot. Fr. *80*, 9, 10, 1933.—Ders.: Un problème économique et forestier de la Garrigue languedocienne. Comm. S.I.G.M.A. *35*, 1935.—Ders.: La Chênaie d'Yeuse méditerranéenne (*Quercion ilicis*). Mem. Soc. Etude Sc. Nat. de Nimes *5*, Com. S.I.G.M.A. *45*, 1936.—Ders.: Über die Trockenrasengesellschaften des *Festucion vallesiacae* in den Ostalpen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *46*, Comm. S.I.G.M.A. *49*, 1936.—Ders.: Sur l'importance pratique d'une carte détaillée des Associations végétales de la France. Comm. S.I.G.M.A. *86*, 1944.—Ders.: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. Vegetatio 1948/49.—Ders.: La végetation alpine des Pyrénées orientales. Etude de phytosociologie comparée. An. Inst. Edaf. Ecol. y Fisiol. veg. *9*, Barcelone, Comm. S.I.G.M.A. *98*, 1948.—Ders.: Les progrès de la géobotanique au cours des derniènes années (1938-1946). Vegetatio *1*, 1949.—Ders.: La Phytosociologie au service du pays. Comm. S.I.G.M.A. *102*, 1949.—Ders.: Premier aperçu phytosociologique du Sahara Tunisien. Mem. hors.-sér. Soc. d'Hist. Nat. Afr. du Nord *2*, Comm. S.I.G.M.A. *97*, 1949.—Ders.: Pflanzensoziologische Einheiten und ihre Klassifizierung. Vegetatio *2*, 6, 1950 und *3*, 1-2, Comm. S.I.G.M.A. *107*, 1951.—Ders.: Die Vegetation des Piz Languard, ein Masstab für Klimaänderungen. Svenska Bot. Tidskr. *49*, 1-2; Comm. S.I.G.M.A. *124*, 1955.—Ders.: Ein Jahrhundert Florenwalden am Piz Linard (3414 m). Bull. Jard. Bot. État Brux. vol. jubil. W. ROBYNS; Comm. S.I.G.M.A. *137*, 1957.—Ders.: Zur Systematik der Pflanzengesellschaften Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, Comm. S.I.G.M.A. *128*, 1955.—Ders.: Zur Vegetation der nordbündnerischen Föhrentäler. Vegetatio *8*, 4, Comm. S.I.G.M.A. *146*, 1959.—Ders.: Die inneralpine Trockenvegetation. Geobotanica selecta I, Stuttgart 1961.—Ders.: Zur Pflanzensoziologischen Systematik, Erinnerungen und Ausblick. Jahresber. Nat. Ges. Graub. *90*, Comm. S.I.G.M.A. *159*, 1962.

BRAUN-BLANQUET, J. et MAIRE, R.: Etudes sur la végétation et la flore marocaines. Mém. soc. sc. nat. Maroc *8*, 1924.

BRAUN-BLANQUET, J. unter Mitwirkung von JENNY, H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). Ergeb. d. wissensch. Unters. d. Schweizer. Nationalparks. Denkschr. d. Schweiz Nat. Ges. *63*, 2, 1926.

BRAUN-BLANQUET, J. et PAVILLARD, J.: Vocabulaire de Sociologie Végétale. 3. éd. Montpellier 1928.

BRAUN-BLANQUET, J., BHARUCHA, F. und MEIER, H.: Zur Frage der «physiologischen Trockenheit» del Salzböden. Comm. S.I.G.M.A. *11*, Ber. Schweiz. Bot. Ges. *40*, 2. 1931.

BRAUN-BLANQUET, J. et PAWLOWSKI, B.: L'eau et l'air du sol dans l'association à *Deschampsia media* et *Brunella hyssopifolia*. Comm. S.I.G.M.A. *10*, Rev. Bot. appl. et d'Agr. trop. *9*, 119/120, 1931.

BRAUN-BLANQUET, J. und WALTER, H.: Zur Oekologie der Mediterranpflanzen. Comm. S.I.G.M.A. *8*, Jahrb. f. wiss. Bot. *74*, 4/5, 1931.

BRAUN-BLANQUET, J., SCHWENKEL, H. und FABER, A.: Pflanzensoziologische Aufnahmen im September 1930. Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Nat. Württemberg *86*, 1931.

BRAUN-BLANQUET, J. y colaboradores: Prodromus der Pflanzengesellschaften *1-7*, 1933-1940.

BRAUN-BLANQUET, J. und DE LEEUW, W. C.: Vegetationsskizze von Ameland. Comm. S.I.G. M.A. *50,* Nederl. Kruidk. Arch. *46,* 1936.

BRAUN-BLANQUET, J. et SUSPLUGAS, J.: Reconnaisance phytogéographique dans les Corbières. Comm. S.I.G.M.A. *61,* Soc. Pharm. Montpellier 1937.

BRAUN-BLANQUET, J., MEYER, P. und TSCHOU, Y. T.: Über den Deckungswert der Arten in den Pflanzengesellschaften der Ordnung *Vaccinia-Piceetalia.* Jahresber. Nat. Ges. Graub. *80,* Comm. S.I.G.M.A. *90,* 1946.

BRAUN-BLANQUET, J., EMBERGER, L. et MOLINIER, R.: Instructions pour l'établissement de la Carte des Groupements Végétaux. Montpellier 1947.

BRAUN-BLANQUET, J. avec la collaboration de ROUSSINE, N. et de NEGRE, R.: Les groupements Végétaux de la France Méditérranéenne. 1952.

BRAUN-BLANQUET, J., H. PALLMANN und R. BACH: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen des Schweizerischen Nationalparks *4* (Neue Folge), 1954.

BRAUN-BLANQUET, J., PINTO DA SILVA, A. R. et ROZEIRA, A.: Résultats de deux excursions géobotaniques à travers le Portugal septentrional et moyen. Agronomia Lusitana *18,* 3, Comm. S.I.G.M.A. *135,* 1956.

BRAUN-BLANQUET, J. en collaboration avec O. DE BOLÓS: Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. Ann. de la Estación exp. de Aula Dei *5,* 1-4, Zaragoza 1957.

BRAUN-BLANQUET, J. et RAMM, CL. DE: Les prés salés du Languedoc Méditerranéen. (Contribution à la connaissance de la végétation du littoral méditerranéen 1.) Bull. Mus. d'Hist. Nat. de Marseille *17,* Comm. S.I.G.M.A. *139,* 1957.

BRAUN-BLANQUET, J., mit WIKUS, E., SUTTER, R. und BRAUN-BLANQUET, G.: Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung an der französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein Sukzessionsexperiment. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *33,* Comm. S.I.G.M.A. *141,* 1958.

BRAY, J. R.: The distribution of savanna species in relation to light intensity. Canad. Journ. Bot. *36,* 1958.—Ders.: The primary productivity of vegetation in central Minnesota/ USA and its relationship to chlorophyll content and albedo. En LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

BREMOWNA, M. and SOBOLEWSKA, M.: Studies on the pollen rain of forest trees in the Puszcza Bialowieska. «Sylwan» Soc. forest. de Pologne, Lwow, 1939.

BRENNER, W.: Växtgeografiska studier i Barösunds skärgard. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. *49,* 5, 1921.—Ders.: Beiträge zur edaphischen Oekologie der Vegetation Finnlands. Acta Bot. Fenn. 1930.

BRETON, R.: Recherches phytosociologiques dans la région de Dijon. Thèse. Comm. S.I.G. M.A. *136,* Ann. Agron. 1952.

BRIGGS, L. J. and SHANTZ, H. L.: The wilting coefficient for different plants and its indirect determination. U. S. Dep. Agric. Bur. Plant Ind. *230,* 1913.—Ders.: Daily transpiration during the normal growth period and its correlation with the weather. Ibid. 7, 1916.—Ders.: Relative water requirement of plants. Journ. of Agr. Research. Dep. Agr. *3,* 1924.

BROADBENT, F. E.: The soil organic fraction. Adv. Agron. 5, 1953.—Rers.: Basic problems in organic matter transformations. Soil Sci. *79,* 1955.

BROCKMANN-JEROSCH, H.: Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig 1907.—Ders.: Baumgrenze und Klimacharakter. Bitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *6,* 1919.—Ders.: Die Vegetation der Schweiz. Bitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *12,* 1925-1929.

BROCKMANN-JEROSCH, H. und RÜBEL, E.: Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912.

BRODFÜHRER, U.: Der Einfluss einer abgestuften Dosierung von ultravioletter Sonnenstrahlung auf das Wachstum der Pflanzen. Planta *45,* 1955.

BROUGHAM, R. W.: The leaf growth of *Trifolium repens* as influenced by seasonal changes in the light environment. Journ. of Ecol. *50,* 2, 1962.

BROWN, D.: Methods of surveying and measuring vegetation. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. Bull. *42,* 1954.

BROWN, W. H.: Vegetation of Philippine Mountains. Dep. Agric. a. Nat. Res. Bur. Sc. Bull. *13,* Manila 1919.

BRUNEAU DE MIRÉ, PH. et QUÉZEL, P.: Sur quelques aspects de la Flore résiduelle du Ti-

besti: les fumerolles du Toussidé et les Lappiaz volcaniques culminaux de l'Emi Koussi. Bull. Soc. d'Hist. Nat. Afrique du Nord *50*, 1959.

BRUN-HOOL, J.: Ackerunkraut-Gesellschaften der Nordwestschwtiz. Beitr. z. geobot. Landesaufn. der Schweiz *43*, 1963.

BUCHLI, M.: Ökologie der Ackerunkräuter der Nordostschweiz. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *19*, 1936.

BUCHWALD, K. und LOSERT, H.: Pflanzensoziologische und pollenanalytische Untersuchungen am «Blanken Flat» bei Vesbeck. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgen. N. F. *4*, Stolzenau/Weser 1953.

BUCKLE, PH.: On the ecology of soil insects on agricultural land. Journ. of Ecol. *11*, 1923.

BUDDE, H.: Versuch einer Rekonstruktion der Vegetation Westfalens in der älteren Nachwärmezeit von 500 v. Chr. bis 1000 n. Chr. Natur und Heimat *3*, 1950.

BUJOREAN, G.: Zwei extreme Standorte bei Cluj (Klausenburg). Veröff. des geobot. Inst. Rübel 1931.—Rers.: The automatic drosometer a new instrument for the quantitative measurement of the dew. Bul. Grad. Bot. Univ. Cluj *15*, 1-4, 1935.

BÜNNING, E.: Biologie, III. Spezielle Botanik. Wiesbaden 1948.

BURGEFF, H.: Symbiose II. Zusammenleben von höheren Pflanzen mit Bakterien und Pilzen. Handwörterb. d. Naturwiss. *47*, 1933.—Ders.: Mikrobiologie des Hochmoores mit besonderer Berücksichtigung der Erikazeen-Symbiose. Stuttgart 1961.

BURGER, H.: Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitt. d. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchswessen *13*, 1, 1922.—Ders.: Waldklimafragen I. Meteorologische Beobachtungen im Freien und in einem Buchenbestand. Mitt. d. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchswesen *17*, 1, 1931.—Ders.: Influence du pâturage sur l'écoulement des eaux et l'érosion. Journ. forest. suisse *4*, 1932.—Ders.: Waldklimafragen II. Meteorologische Beobachtungen im Freien in einem Buchen- und einem Fichtenbestand. III. Meteorologische Beobachtungen in Freien, in einem gleichaltrigen Fichtebenstand und im Tannen-Fichten-Plenterwald bei Oppligen. Mitt. d. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchswesen *18*, 1, 1933.—Ders.: Der Einfluss des Waldes auf den Wasserhaushalt. Vierteljahrsschr. d. Nat. Ges. in Zürich *93*, 1, 1948.

BURGERSTEIN, A.: Änderungen der Spaltöffnungsweite unter dem Einfluss verschiedener Bedingungen. Mitt. a. d. Versuchsanst. d. Akad. d. Wiss., Wien *56*, 1919.

BURGES, A. and CHALMERS, B.: Neurospora following a Volcanic Eruption. Nature *170*, 1952.

BUROLLET, P. A.: Le Sahel de Sousse. Monographie phytogéographique. Thèse Tunis 1927.

BUXTON, P. A.: The temperature of the surface of deserts. Journ. of Ecol. *12*, 1924.

CAIN, ST. A.: Synusiae as a basis in plant sociological field work. The American Midland naturalist *17*, 3, 1936.—Ders.: The species-area curve. American Midland naturalist *19*, 3, 1938.—Ders.: Foundations of plant geography. New York-London 1944.

CAJANDER, A. K.: Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Hochgebirge zwischen Kittilä und Muonio. Fennia *20*, 9, 1904.—Ders.: Zur Begriffsbestimmung in Gebiete der Pflanzengeographie. Acta forest. fenn. *20*, 1922.—Ders.: Über Waldtypen. Acta forest. fenn. *1*, 1909.—Ders.: Studien über die Moore Finnlands. Ebenda *2*, 1913.—Ders.: Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *3*, Festschrift SCHRÖTER. 1925.—Ders.: The theory of forest types. Acta forest. fenn. *31*, 1926.

CANALS, E.: Du rôle physiologique du magnésium chez les végétaux. Thèse. Fac. de sc. de Paris. Montpellier 1920.

CANNON, W. A.: The evaluation of the soil temperature in root growth. Pl. World *21*, 1918. Ders.: General and physiological features of the vegetation of the more arid portions of Southern Africa. Washington 1924.

CAPPANNINI, D. A.: Geoedafología del curso inferior del río Salado de la provincia de Buenos Aires. IDIA *5*, 50-51, 1952.

CAPPELLETTI, C.: L'impigo dell'anidride carbonica solida (ghiaccio secco) nella semimicro e microcrioscopia. Nuovo Giorn. Bot. Ital. *46*, 2, 1939.—Ders.: Beobachtungen über das Einpflanzen und die Weiterentwicklung fremder Arten in natürlichen Pflanzengesellschaften. Mitt. Ostalp.-Dinar. pflanzensoz. Arbeitsgem. *2*, 1962.

CAPUTA, J.: Untersuchungen über die Entwicklung einiger Gräser und Kleearten in Reinsaat und Mischung. Diss. E. T. H., Bern 1948.

CARTELLIERI, E.: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra*. Jahrb. f. wiss. Bot. *82*, 3, 1935.—Ders.: Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien 1, *149*, 3-6, 1940.

CHANEY, R. W.: Paleobotany. Carnegie Inst. Washington Year Book *55* (1955-1956), 1956.

CHAPMAN, V. J.: The Halophyte problem in the light of recent investigations. The Quarterly Review of Biology *11*, 2, 1936.—Ders.: Studies in salt-marsh ecology sections. I-V. Journal of Ecology *26*, 1, 1938, *27*, 1, 1939.—Ders.: Salt marshes and salt deserts of the world. 1961.

CHAUVIN, R. et D'AGUILAR, J.: Les données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie enthomologique. Ann. biol. *22*, 7-9, 1946.

CHERMEZON, H.: Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. sc. nat. bot. *12*, 1910.

CHEVALIER, A.: Les zones et provinces botaniques de l'Afrique Occidentale française. Acad. sc. *130*, 1900.—Ders.: Essai d'une classification biogéographique des principaux systèmes de culture pratiqués à la surface du globe. Rev. internat. de renseign. agric. *5*, 1925.—Ders.: Les applications de la photographie aérienne à l'étude de la géographie botanique. C. R. Soc. Biogéogr. *57*, 1930.

CHODAT, F. et POPOVICI, N.: Etude chimique de la calcicolie et calcifugie de quelques espèces de Cistes. Bull. Soc. Bot. suisse *42*, 2, 1933.

CHOUARD, P.: Associations végétales des forêts de la vallée de l'Apance (Haute Marne). Bull. Soc. Bot. Fr. *79*, 1932.—Ders.: Expériences de longue durée sur le photopériodisme; leçons qui en découlent. Mém. Soc. Bot. Fr. *96*, 1949.—Ders.: Croissance et morphogenèse des végétaux. Encycl. Française IV, Paris 1960.

CHRIST, H.: Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.

CHRISTIANSEN, W.: Die Eichenkratts Schleswig-Holsteins. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *5*, 1925.—Ders.: Die Vegetationsverhältnisse der Dünen auf Föhr. Englers bot. Jahrb. *61*, 1927.—Ders.: Beobachtungen an Dauerquadraten auf der Lotseninsel Schleimünde. Schr. d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein *22*, 1, 1937.—Ders.: Aufbau-Blätter, Kiel 1948. Ders.: Die Pflanzendecke als Zeiger für winderosionsgefährdete Böden. Schr. d. Naturwiss. Ver. f. Schleswig-Holstein *25*, 1951.—Ders.: *Salicornietum*. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.

CIESLAR, A.: Die Rolle des Lichtes im Walde. Mitt. Forstl. Versuchswes. Österreichs *30*, 1904.

CIFERRI, R.: Studio geobotanico dell'isola Hispaniola (Antille). Atti Ist. Bot. Univ. di Pavia Ser. IV, *8*, 1936.

CLAPHAM, A. R.: Studies in the depth adjustment of subterranean plant organs. I. New Phytologist *44*, 2, 1945.

CLAPHAM, A. R., GODWIN, H. and PENNINGTON, W.: Studies of the postglacial history of British vegetation. VII, VIII, IX. Philosoph. Trans. Roy. Soc. London B *233*, 599, 1948.

CLARK, O. R.: Interception of rainfall by prairie grasses, weeds, and certain crop plants. Ecol. Monogr. *10*, 1940.

CLAUSEN, J., KECK, D. D. and HIESEY, W. M.: Heredity of geographically and ecologically isolated races. American Midland naturalist *81*, 3-4, 1947.—Dies.: Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Carnegie Inst. Washington *581*, 1948.

CLAUSEN, J. C., NOBS, M. A. and HIESEY, W. M.: Studies in *Poa*. Carnegie Inst. Washington Year Book *60*, 1961.

CLEMENTS, F. E.: Plant indicators. Carnegie Inst. Publ. *290*, 1920.—Ders.: Research methods in ecology. Lincoln 1905.—Ders.: Plant physiology and ecology. New York 1907.—Ders.: Plant succession. Carnegie Inst. Washington *242*, 1916.—Ders.: Nature and structure of the climax. Journ. of Ecol. *24*, 1, 1936.

CLEMENTS, F. E., WEAVER, J. E. and HANSON, H. C.: Plant competition. Carnegie Inst. *398*, Washington 1929.

CLEMENTS, F. E., MARTIN, E. V. and LONG, F. L.: Adaption and origin in the plant world. The role of environment in evolution. Chronica Botanica, Waltham, 1950.

COMBES, R.: Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. Ann. Sc. nat. *9*, ser. Bot., 11, 1910.—Ders.: Absorption et migration de l'Azote chez les plantes ligneuses. Ann. de Physiologie et de Physicochimie biolog. *3*, 1927.—Ders.: La forme des végétaux et le milieu. Collect. Armand Colin *240*, Paris 1946.—Ders.: Réactions aux facteurs du milieu. Encycl. Française IV. Paris 1960.

CONARD, H. S.: The plant association of central Long Island. American Midland naturalist *16*, 1935.—Ders.: The vegetation of Iowa. An approach toward a phytosociologic account. State Univ. of Iowa, Stud. Nat. Hist. *19*, 4, 1952.

CONNOR, H. E.: A Tall-Tussock Grassland community in New Zealand. New Zeal. Journ. of Sc. *4*, 4, 1961.

CONTEJEAN, C.: Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation. Paris 1881.

COOPER, CH. F.: Changes in vegetation, structure, and growth of southwestern Pine forests since white settlement. Ecolog. Monogr. *30*, 1960.

COOPER, W. S.: The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. Ecology *4*, 1923.—Ders.: An apparatus for photographie recording of quadrats. Journ. of Ecol. *12*, 2, 1924.—Ders.: A third expedition to Glacier Bay, Alaska. Ecology *12*, 1, 1931.—Ders.: The strand and dune flora of the Pacific coast of North America. Essays in Geobot. in Honor of W. A. Setchell 1936.—Ders.: A fourth expedition to Glacier Bay, Alaska. Ecology *20*, 2, 1939.

CORTIZO, E. V.: Estudios botánicos sobre la flora Alergógena y contenido en polen de la atmósfera de la comarca de Santiago de Compostela. An Inst. de Edaf. Ecol. y Fisiol. veg. *5*, 2, Madrid 1946.

COSTA, BOTELHO DA: Solos das regioes tropicais e subtropicais. Agros *29*, 1946.

COSTIN, A. B.: Alpine soils in Australia. Journ. of Soil Sc. *6*, 1, 1955.

COSTIN, A. B. and MOORE, D. M.: The effects of rabbit grazing on the grasslands of Macquarie Island. Journ. of Ecol. *48*, 1960.

COTTLE, H. J.: Studies in the vegetation of southwestern Texas. Ecology *12*, 1, 1931.

COUTINHO, L. M.: Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. *257*, Bot. *18*, 1962.

COWLES, H. C.: The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of the lake Michigan. Bot. Gaz. *27*, 1899.—Ders. The physiographic ecology of Chicago. Ebenda *31*, 1901.

CRAIG, N. and HALAIS, P.: The influence of maturity and rainfall on the properties of lateritic soils in Mauritius. Empl. Journ. Exp. Agr. *2*, 1934. Cita en JENNY 1941.

CROCKER, R. L.: Soil genesis and the pedogenic factors. The Quart. Rev. of Biol. *27*, 2, 1952.

CROCKER, R. L. and DICKSON, B. A.: Soil development on the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall Glaciers southeastern Alaska. Journ. of Ecol. *45*, 1957.

CROCKER, R. L. and MAJOR, J.: Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. Journ. of Ecol. *43*, 1955.

CROWTHER, E. M.: The relationship of climatic and geological factors to the composition of soil clay and the distribution of soil types. Proc. Roy. Soc. B *107*, 1930.

CURÉ, I.: La nouvelle classification des climats de Thornthwaite. La Météorologie 1950.

CURRIE, J. A.: The importance of aeration in providing the right conditions for plant Growth. Journ. Sci. Food Agric. *13*, 1962.

CURTIS, J. T. *and* GRANT COTTAM: Antibiotic and autotoxic effects in Prairie Sunflower. Torrey bot. Club *77*, 3, 1950.

CUTLER, O. W., CRUMP, LETTICE, M. and SANDON, H.: A quantitative investigation of the Bacterial and Protozoa population of the soil. Trans. Roy. Soc. London 1922.

DAGNELIE, P.: Contribution à l'étude des communatués végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Ser. B *5*, 1 et 2, 1960.

DAHL, E.: A new apparatus for recording ecological and climatological factors, especially temperatures, over long periods. Physiol. Plantarum *2*, 1949.—Ders.: Rondane mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. Ekrift. det Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Mat.-Naturv. Klasse *3*, 1956.—Ders.: Some measures of uniformity in vegetation analysis. Ecology *41*, 1960.

DÄNIKER, A. U.: Die Grundlagen zur ökologischen Untersuchung der Pflanzengesellschaften. Mitt. a. d. Bot. Mus. der Univ. Zürich, *128*, 1928.—Ders.: Die Struktur der Pflanzengesellschaft. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *46*, Festband Rübel 1936.

DANSEREAU, P.: Essai de correlation sociologique entre les plantes supérieures et les poissons de la Beine du Lac Saint-Louis. Rev. Canad. de Biol. *4*, 3, 1945.—Ders.: L'érablière Laurentienne II. Les sucessions et leurs indicateurs. Canad. Journ. of Research *24*, 1946.—Ders.: Studies on Central Baffin vegetation. I. Bray Island. Vegetatio *5-6*, 1954.—Ders.: Le coincement, un processus écologique. Act. Biotheor. *11*, 1956.—Ders.: A preliminary note on the structure variations of temperate rainforest. Proceed. Eight Pacif. Sci. Congr. *4*, 1957.—Ders.: Phytogeographia Laurentiana I. Introduction et Méthodologie. Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal *74*, 1959.—Ders.:

Essais de représentation cartographique des éléments structuraux de la végétation. Methodes de la Cartographie de végétation Toulouse 16-21 Mai 1960. C. N. R. S. 1961.

DANSEREAU, P. and LEMS, K.: The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal *71,* 1957.

DAU, L.: Microclimas das restingas do sudeste do Brasil. I. Restinga interna de Cabo Frio. Arquivos do Museau Nacional *50,* 1960.

DAUBENMIRE, R.: Vegetation Classification. En: Aktuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel *29,* 1954.—Ders.: Some major problems in vegetation classification. Silva Fennica *105,* 1960.

DAVY DE VIRVILLE, AD.: Recherches écologiques sur la flore des flaques du littoral de l'Océan Aatlantique et de la Manche. Rev. Gen. Bot. *46-47,* 1935.—Ders.: Contribution à l'étude des zônes de végétation sur le littoral atlantique. C. R. Soc. Biogéogr. *16,* 134, 1939.

DEEGENER, P.: Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig 1918.

DEGELIUS, G.: Die Flechten von Norra Skaftön. Uppsala Univ. Arsskr. *11,* 1939.

DELF, E. M.: Transpiration and behaviour of stomata in halophytes. Ann. of Bot. *25,* 1911.—Ders.: The meaning of Xerophily. Journ. of Ecol. *3,* 1915.

DELITSCH, H.: Die Konservierung von Lebens- und Futtermitteln durch Einsäuerung. Der Biologe *12,* 8-9, 1943.

DEL VILLAR, E. H.: Avance geobotánico sobre la pretendida Estepa central de España. Ibérica *23,* 1925.

DEMOLON, A.: La dynamique du sol. Principes d'agronomie. Paris, 1938.—Ders.: La génétique des Sols. «Que sais-je?» Paris 1949.

DENEVAN, W. M.: The upland pine forests of Nicaragua. A study in cultural plant geography. Univ. Calif. Publ. Geogr. *12,* 4, 1961.

DENIS, M.: Observations Algologiques dans les Hautes-Pyrénées II. Observations sociologiques. Rev. Algologique *1924,* 3.—Ders.: Essai sur la végétation des Mares de Fontainebleau. Ann. sc. nat. Bot. *7,* 1925.

DEPAPE, G.: Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Paris 1923.

DEUEL, H.: Die Tone des Bodens. Schweiz. Landw. Monatshefte *1950,* 12.—Ders.: Betrachtungen über die organische Substanz des Bodens. Schriftenreihe Landw. Fak. Univ. Kiel *19,* 1958.

DEUEL, H. und HOSTETTLER, F.: Hundert Jahre Ionenaustausch. Experientia *6,* 12, 1950.

DICKSON, B. A. and CROCKER, R. L.: A chronosequence of soils and vegetation near Mt. Shasta, California. I. Definition of the ecosystem investigated and features of the plant succession. Journ. Soil Sci. *4,* 2, 1953.

DIELS, L.: Pflanzengeographie. Leipzig 1908.—Ders.: Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Englers bot. Jahrb. *44,* 4, 102, 1910.—Ders.: Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ein Beitrag zur Ökologie der Lithophyten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *32,* 1914.—Ders.: Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *6,* 1917, 1918.

DIEM, M.: Feuchtemessung mit Hilfe thermoelektrischer Psychrometer. Arch. Met. Geoph. u. Biokl. B *5,* 59, 1953.

DIEMONT, W. H.: Zur Soziologie und Synoekologie der Buchen- und Buchenmischwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. in Niedersachsen *4,* 1938.

DIEREN, J. W. VAN: Organogene Dünenbildung. Den Haag 1934.

DIETRICH, M.: Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Diss. Bonn. Johrb. f. wiss. Bot. 1925.

DI GLERIA, J., KLIMES-SZMIK, A. und DVORACSEK, M.: Bodenphysik und Bodenkolloidik. Jena 1962.

DIMO, N. A.: Soda in den Bodenarten Mittelasiens. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobot. de l'Univ. de l'Asie Centrale *1,* 1925. Résumé.

DONAT, J.: Das Gefüge des Bodens und dessen Kennzeichnung. Verh. 6. Komm. Intern. Bodenk. Ges. B, Zürich 1937.

DONSELAAR, J. VAN, KOP, L. G., VAN DONSELAAR-TEN BOKKEL HUINANK, W. A. E., VAN DER VOO, E. E. and WESTHOFF, V.: On the ecology of plant species and plant communities in former river beds. Wentia *5,* 1961.

DÖRING, B.: Die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. Zeitschr. f. Bot. *28,* 1935.

DRUDE, O.: Manuel de Géographie Botanique (1884). Paris 1897.

DUCHAUFOUR, P.: Recherches écologiques sur la Chênaie atlantique française. Thèse, Nancy,

1948.—Ders.: Recherches sur l'évolution des sols calcaires en Lorraine. Ann. Ecole Nat. des Eaux et Forêts *12,* 1, 1950.—Ders.: Précis de Pédologie. Paris 1960.

DUDGEON, W.: Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest al Landour, Western Himalayas. Journ. Ind. Bot. Soc. 3, 1923.

DÜGGELI, M.: Die Mitwirkung von Bakterien bei der Gesteinsverwitterung. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. 1930.—Ders.: Der Wert der Bodenimpfung nach dem heutigen Stande unseres Wissens. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. *12,* 1, 1933.—Ders.: Studien über den Einfluss der im Stadtwald Zofingen angewandten Bassnahmen zur Bodenverbesserung auf die Bakterienflora des Waldbodens. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *20,* 2, 1938.—Ders.: Bakteriologische Studien an Böden aus den Macchien der italienischen Riviera di Ponente. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *49,* 1939.—Ders.: Der Einfluss eines Düngungsversuches in Nante bei Airolo auf die Bakterienflora des Bodens. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *53,* A, 1943.—Ders.: Die Schwefelbakterien. Ciba Zeitschr. *98,* 1945.

DU RIETZ, G. E.: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akadem. Abh. Upsala 1921.—Ders.: Der Kern der Art-Assoziationsprobleme. Bot. Notiser 1923.—Ders.: Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. Nord. Familieb. 3, Upsala 1925.—Ders.: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11,* 5, 1930.—Ders.: Life-forms of terrestrial flowering plants. Acta phytogeogr. suecica *3,* 1, 1931.—Ders.: Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. Beih. Bot. Centralbl. *49,* 1932.—Ders.: Växtgeografi. Trädgårdskonst, Stockholm 1934.—Ders.: Rishedsförband i Torneträskomradets lagfjällbälte. Sv. Bot. Tidskr. *36,* 1942.—Ders.: De svenska fjällens vaxtvardl. Norrland, Natur, befolkning och näringar. Ymer 1942, Stockholm.—Ders.: Om fattigbark- och rikbarksamhällen. Svensk Bot. Tidskr. *39,* 1, 1945.—Ders.: Wellengrenzen als ökologische Äquivalente der Wasserstandslinien. Zool Bidrag. *25,* 1947.—Ders.: Huvudenheter och huvudgränser i svensk myrvegetation. Svensk Bot. Tidskr. *43,* 2, 3, 1948.—Ders.: Vegetations- och odlingsregioner som uttryck för klimat och jordmån. Trädgårdskonst *1,* Stockholm 1952.—Ders.: Vegetation analysis in relation to homogeneousness and size of sample areas. Compte Rendus des Séances et Rapports et Communications. Sect. 7 et 8, 8ème Congrès Intern. de Bot. Paris 1954 (1957).

DU RIETZ, FRIES, OSVALD und TENGWALL: Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Medd. från Abisko Naturv. Station *3,* 1920.

DU RIETZ, G. E. und NANNFELDT, J. A. Ryggmossen und Stigsbo Rödmosse, die letzten lebenden Hochmoore der Gegend von Upsala. Führer für die vierte I. P. E. Svenska Växtsoc. Sällskapets Handlingar *3,* 1925.

DUVAL-JOUVE, J.: Des *Salicornia* de l'Hérault. Bull. Soc. Bot. Fr. *15,* 1868.

DUVIGNEAUD, P.: Les populations végétales des grottes de Han. Ass. Fr. Av. Sc. *63,* Liège 1939.—Ders.: Les associations épiphytiques de la Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *74,* 1942.—Ders.: La variabilité des Associations végétales. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *78,* 1946.

DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S.: Action de certains métaux lourds du sol (cuivre, cobalt, manganèse, uranium) sur la végétation dans le Haut-Katanga. En VIENNO-BOURGIN 1960.—Dies. Cuivre et végétation au Katanga. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *96,* 2, 1963.

DYAKOWSKA, J.: The pollen rain on the sea and on the coasts of Greenland. Bull. Acad. Pol. Sci. et Lettres, Cl. Sci. Math. Nat. B (1) 1947.

DZIUBALTOWSKI, S.: Etude phytogéographique de la région de la Nida inférieure. Neuchâtel 1915.—Ders.: Développement des associations végétales des abatis sur le loess du district de Sandomierz dans la lumière d'analyse floristique et statistique. C. Soc. Sc. de Varsovie *11,* 1918.—Ders.: La distribution et l'écologie des associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne. Acta Soc. Bot. Pol. *1,* 1923.—Ders.: Les associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne et leurs successions. Acta Soc. Bot. Pol. *3,* 2, 1925.

EBERHARDT, PH.: Influence de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. Ann. sc. nat. *18,* 1903.

EBERT, P.: Das *Geopyxidetum carbonariae,* eine carbophile Pilzassoziation. Zeitschr. f. Pilzk. *24,* 1958.

ECKARDT, F. E.: Remarques sur le comportement physiologique des xerophytes pendant la periode de déssechement du sol. Rapp. et Comm. Sect. 11 et 12, 8ème Congrès Intern.

de Bot. Paris 1954.—Ders.: Procédés de mesure écophysiologiques appliqués à l'étude des échanges hydriques chez les végétaux des régions arides et semi-arides. Recherches sur la Zone Aride *15*. Paris 1961.

EGER, G.: Untersuchungen zur Methode der Transpirationsbestimmung durch kurzfristige Wägung abgeschnittener Pflanzenteile, besonders an Wiesenpflanzen. Flora *145*, 1957.—Ders.: Beiträge zur Kenntnis des Mikroklimas der Mähwiesen und der osmotischen Werte einiger Wiesenpflanzen. Zeitschr. Acker- u. Pflanzenbau *106*, 3, 1958.

EGGELING, W. J.: Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. Journ. of Ecol. *34*, 1, 1947.

EGLER, E. F.: Indigene versus alien in the development of arid hawaiian vegetation. Ecology *23*, 1, 1942.—Ders.: Vegetation as an object of study. Philosophy of Science *2*, 3, 1942.—Ders.: Arid Southeast Oahu Vegetation, Hawaii. Ecol. Monogr. *17*, 1947.

EIG, A.: Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. Repert. spec. nov. *58*, 1931.—Ders.: The vegetation of the light soils belt of the coastal plain of Palestine. Palest. Journ. of Bot., J. Ser., *1*, 1939.

EKLUND, O.: Über die Kalkabhängigkeit der Kormophyten SW-Finnlands. Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. *22*, 1946.

ELLENBERG, H.: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsens *5*, 1939.—Ders.: Unkrautgesellschaften als Mass für den Säuregrad, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. Ber. Landtechnik *4*, 1948.—Ders.: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Landwirt. Pflanzensoziologie *1*, 1950.—Ders.: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie *2*, 1952.—Ders.: Auswirkungen der Grundwassersenkung auf die Wiesengesellschaften am Seitenkanal westlich von Braunschweig. Angew. Pflanzensoz. *6*. Stolzenau/Weser 1952.—Ders.: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *65*, 1952.—Ders.: Grundlagen der Vegetationsgliederung. 1. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einführung in die Phytologie *4*, Stuttgart 1956.—Ders.: Typen tropischer Urwälder in Peru. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *3*, 1959.—Ders.: Kausale Vegetationskunde: Probleme und Ergebnisse. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. *140*, 1960.—Ders.: Können wir eine gemeinsame Plattform für die verschiedenen Schulen in der Waldtypenklassifikation finden? Silva Fennica *105*, 1960.

EMBERGER, L.: La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. Rev. gén. Bot. 1930.—Ders.: Aperçu général sur la végétation du Maroc. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *14*, 1939.—Ders.: Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. (Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée.) Paris 1944.— Ders.: Les études phytosociologiques entreprises en Afrique du Nord sous le contrôle scientifique et technique du Service de la Carte des Groupements Végétaux de France Bull. du Serv. de la Carte phytogeogr. Serie B. 1957.—Ders.: La Cartographie de la Végétation et les Services qu'elle peut rendre à l'Agronome. Cahiers des Ingén. Agron. *130*, 1958.

EMMETT, H. E. G. and ASHBY, E.: Some observations on the relation between the hydrogen-ion concentration of the soil and plant distribution. Ann. of Bot. *48*, 192, 1934.

ENQUIST, F.: Sambandet mellan klimat och växtgränser. Geol. Fören. Förh. *46*, Stockholm 1924.

ERDTMAN, G.: An introduction to pollen analysis. Waltham 1943.

ERIKSON, S.: The physico-chemical behavior of nutrients in soils. Journ. of Soil Sci. *3*, 1952.

ERNST, A.: Die neuve Flora der Vulkaninsel Krakatau. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich *52*, 1907.

ERWIN, J.: Plant successions of the Brush Prairie. Journ. of Ecol. *12*, 1924.

ESKUCHE, U.: Über Windschutzuntersuchungen an der Donau bei Herbertingen. Veröff. Landesst. f. Natursch. u. Ldschpfl. Baden-Württ. *25*, 1957.—Ders.: Herkunft, Bewegung und Verbleib des Wassers in den Böden verschiedener Pflanzengesellschaften des Erfttales. Düsseldorf 1962.

ESPINAS, A.: Les Sociétés animales. Paris 1875.

ETTER, H.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *23*, 1, 1943.—Ders.: Zur Vegetationskarte des Sihlwaldes des Stadt Zürich. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *5-6*, 1946.—Ders.: Über die Waldvegetation am Südostrand des schweizerischen Mittellandes. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *25*, 1, 1947.—Ders.: Vegetationskarte des Sihlwaldes

der Stadt Zürich. Beih. Zeitschr. d. Schweiz. Forstver. *24,* 1947.—Ders.: De l'Analyse statistique des tableaux de végétation. Vegetatio *1,* 1949.—Ders.: Über die Ertragsfähigkeit verschiedener Standortstypen. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *26,* 1, 1949. Ders.: Grundsätzliche Betrachtungen zur Beschreibung und Kennzeichnung der Biochore. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *2,* 1954.

EUROLA, S.: Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. Vanamo *33,* 2, 1962.

EVENARI, M.: The physiological anatomy of the transpiratory organs and the conducting systems of certain plants typical of the wilderness of Judaea. Linnean Soc. Journ. Bot. *51,* 240, 1938.—Ders.: Ecología de las plantas de desierto. Rev. Argent. Agron. *16,* 3, 1949.

EVENARI, M. and RICHTER, R.: Physiological-ecological investigations in the wilderness of Judaea. Linnean Soc. Journ. Bot. *339,* 1937.

FABER, A.: Beobachtungen über die Orthopteren des Hohentwiel. Veröffentl. d. Staatl. Stelle f. Naturschutz b. Württ. Landesamt f. Denkmalpflege *7,* 1930.

FABER, F. C. V.: Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfatarenpflanzen. Flora 1925.

FAVRE, J.: Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines. Matér. pour la Flore Cryptog. Suisse *10,* 1948.—Ders.: Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc National suisse. Result. rech. sci, entrepr. Parc Nat. Suisse *5* (N. F.), 33, 1955.

FEEKES, W.: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. Diss. Wageningen 1936.

FELDMANN, J.: Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. Thèse, Rouen 1937.

FERRÉ, Y. DE: Effets du froid de février 1956 sur les plantes ligneuses dans la région toulousaine. Bull. Soc. d'Hist. Nat. Toulouse *92,* 1957.

FETZMANN, ELSALORE: Einige Algenvereine des Hochmoorkomplexes Komosse. Bot. Notiser *114,* 2 1961.—Dies.: Vegetationsstudien im Tanner Moor (Mühlviertel, Oberösterreich). Sitzungsber. Österr. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl., Abt. I, *170,* 1-2, 1961.—Dies.: Algensoziologische Untersuchungen in Altwässern der Donauauen. Verh. Internat. Verein. Limnol. *14,* 1961.

FEUCHT, O.: Der Wald als Lebensgemeinschaft. Schriften des Deutsch. Naturkundever. N. F. *3,* 1936.

FILZER, P.: Nordafrikanische Wüste und süddeutsche Steppenheide eine ökologische Parallele. Festschrift f. Carl Uhlig 1932.—Ders.: Untersuchungen über das Mikroklima in niederwüchsigen Pflanzengesellschaften. Beih. Bot. Centralbl. *55,* B. 1, 2, 1936.—Ders.: Neue Aufgaben der ökologischen Forschung an Pflanzengemeinschaften. Forschungen und Fortschritte *13,* 7, 1937.—Ders.: Die Rolle von Umwelt und Anpassung im Leben der Pflanzengesellschaften. Medizin. Klinik *22,* 1937.—Ders.: Das Mikroklima von Bestandesrändern und Baumkronen und seine physiologischen Rückwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1938.—Ders.: Lichtintensität und Trockensubstanzproduktion in Pflanzengesellschaften. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *57,* 4, 1939.—Ders.: Über Ziele und Wege zur Verknüpfung von pflanzensoziologischer und ökologischer Betrachtungsweise im Wald- und Landbau. Angew. Pflanzensoz., Festschrift Aichinger *2,* 1954.

FINMPEL, H.: Das elektrische Psychrometer für den Forschungswagen. In: Erfahrungen und Überlegungen zur Meßmethodik bei meteorologischen Untersuchungen im Gelände. Wissenschaftl. Mitt. Meteorol. Inst. d. Univ. München *3,* 1956.

FIRBAS, F.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Leipzig 1931. Ders.: Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. Die Naturw. *27,* 6, 1939.—Ders.: Über das Verhalten von *Artemisia* in einigen Pollendiagrammen. Biol. Centralbl. *67,* 1, 2, 1948.—Ders.: Waldgeschichte Mitteleuropas, I. Allgemeine Waldgeschichte. Jena 1949. II. Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. 1952.—Ders.: Die Vegetationsentwicklung im Spätglazial von Wallensen im Hils. Nachr. Akad. d. Wiss. in Göttingen, Math.-Phys. Kl. 3, 1954.—HARDER, R., FIRBAS, F., SCHUMACHER, W., und VON DENFFER, D.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, Stuttgart 1958.—Ders.: Über die heutige Anwendbarkeit der Pollenanalyse. Ber. über den V. internat. Kongreß f. Vor- und Frühgesch. Hamburg 1958. Berlin 1961.—Ders.: Pflanzengeographie. Stuttgart 1962.

FIRBAS, F. und BURKHARD, F.: Floren- und Vegetationsgeschichte seit dem Ende des Tertiärs. Fortschr. d. Bot. *22,* 1960.

FIRBAS, F. und GRAHMANN, R.: Über jungdiluviale und alluviale Torflager in der Grube Marga bei Senftenberg (Niederlausitz). Abh. Sächs. Akad. d. Wiss. math. nat. Kl. *60,* 4, 1928.

FIRBAS, F., GRÜNIG, G., WEISCHEDEL, I. und WORZEL, G.: Beiträge zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte der Vogesen. Bibl. Botanica, Stuttgart 1948.

FITTING, H.: Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot. *3,* 1911.—Ders.: Die ökologische Morphologie der Pflanzen usw. Jena 1926.

FLAHAULT, C.: La distribution géographique des végétaux dans un coin du Languedoc. Montpellier 1893.

FLORIN, S.: Havstrandens förskjutningar och bebyggelsentvecklingen i östra Mellansverige under senkvatär tid. Geol. Fören. Förh. *66,* 1944.

FOCAN, A. et MULLENDERS, W.: Communication préliminaire sur un essai de cartographie pédologique et phytosociologique dans le Haut-Lomami. Bull. Agr. Congo Belge *40,* 1, 1948.—Dies.: Carte des sols et de la végétation du Congo Belge et du Ruanda-Urundi 1. Kaniama (Haut-Lomami). Notice explicative de la Carte des sols et de la végétation. Publ. Inst. Nat. Etud. Agron. Congo Belge. Bruxelles 1955.

FRANK, H.: Myxomatosis in Germany. La Terre et la Vie *103,* 1956.

FRANKLAND, J. C. und HERING, T. F.: Mykologische Forschung im Britischen Naturschutz. Beihefte *13,* Jahresber. der Hessischen Landesst. für Naturschutz- und Landschaftspflege 1961.

FRANZ, H.: Untersuchungen über die Bodenbiologie alpiner Grünland- und Ackerböden Forschungsdienst *2,* 3, 4, 1941.—Ders.: Die Landtierwelt der mittleren Mohen Tauern. Sitzungsber. Akad. d. Wiss. in Wien *107,* 1943.—Ders.: Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften. Schrift. z. Verbr. naturw. Kenntn. Wien *93,* 1952/53.—Ders.: Probleme des Humus- und Stickstoffhaushaltes der Böden. Zentralbl. Forst- u. Holzwirtsch. *72,* 1, 1953.—Ders.: Feldbodenkunde. Wien und München 1960.

FRANZ, H., HOEFLER, K. und SCHERF, E.: Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. Verh. Zool.-Bot. Ges. *86/87,* 1937.

FREI, E.: Morphologische, chemische und kolloidchemische Untersuchung subalpiner Weide- und Waldböden der Rendzina- und der Podsolserie. Diss. E. T. H. Mitt. a. d. Agrikulturchem. Inst. d. E. T. H. in Zürich *54,* 1944.—Ders.: Eine Klassifikation von Wald- und Freilandhumus auf morphologischer und chemischer Grundlage. Schweiz. Zeitschr. für Forstw. *10,* 1946.

FREY, A.: Anwendung graphischer Methoden in der Pflanzensoziologie. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11,* 5, 1928.

FREY, ED.: Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Besiedelungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. Mitt. d. naturforsch. Ges. in Bern *6* (1921), 1922.—Ders. Vorarbeiten zu einer Monographie der Umbilicariaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *45,* 1936.—Ders.: Die Flechtenvegetation des Aletschreservates und seiner näheren Umgebung. Bull. Soc. Murithienne *54,* 1937.—Ders.: Einige Charakterarten der Flechtenvegetation vom Monseny und den Pyrenäen und Vergleiche mit der Schweiz. Mitt. Naturf. Ges. Bern, N. F. *15,* 1957.—Ders.: Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. II. Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. Ergebn. wiss. Unters. d. Schweiz. Nationalparks, N. F. 6 (41). 1959.

FREY-WYSSLING, A.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. Zürich 1945.

FRIEDRICH, K.: Zur Ökologie der höheren Pilze. *54, 55,* 1936/37.—Ders.: Untersuchungen zur Ökologie der höheren Pilze. Pflanzenforschung *22,* 1940.

FRIES, T. E.: Botanische Untersuchungen im nördlichen Schweden. Uppsala und Stockholm 1913.

FRITZSCHE, G.: Untersuchungen über die Gewebetemperaturen von Strandpflanzen unter dem Einfluß der Insolation. Beih. Bot. Centralbl. *50,* 1, 2, 1933.

FRÖSCHEL, P. en FUNKE, G. L.: Een poging tot experimenteele plantensociologie, Natuurwet. Tijdschr. *21,* 7, 1939.

FUKAREK, F.: Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. Pflanzensoziologie *12,* Jena 1961.

FULLER, G. D.: Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. Bot. Gaz. *58,* 1914.

FULLER, G. D. and BAKKE, A. L.: Raunkiaers «Life Forms», «Leaf-size Classes» and statistical methods. Pl. World *21,* 2, 1918.

FUNKE, G. L.: The Influence of *Artemisia absinthium* on neighboring plants. Blumea *5*, 1943.

FURLANI, J.: Studien über die Elektrolytkonzentration in Böden, I.—VI. Österr. Bot. Zeitschr. 1930-1932.

FURON, R.: L'érosion du sol. Paris 1947.

FURRER, E.: Vegetationsstudien im Bormiesischen. Diss. Univ. Zürich. Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. in Zürich *59*, 1914.—Ders.: Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich *67*, 1922.—Ders.: Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. Zürich 1923. 2. Aufl. 1942.—Ders.: Pollenanalytische Studien in der Schweiz. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich *72*, 1927.—Ders.: Über «Windlöcher» und Kälteflora am Lauerzersee (Schwyz). Ber. Geobot. Inst. E. T. H. *32* (1960), 1961.—Ders.: Zur klimatischen und pflanzengeographischen Eigenart des Gran Sasso d'Italia. Ber. Geobot. Inst. E. T. H. *32* (1960), 1961.—Ders.: Vegetationsforschung in der Schweiz seit 1900. Geographica Helvetica *17*, 1, Comm. S.I.G.M.A. *157*, 1962.

GAJL, F.: Factors controlling the distribution of Douglas fir in the semiarid regions of the northwest. Ecology *2*, 1921.

GALINOU, M.-A.: Recherches sur le flore et la végétation des Lichens épiphytes en forêt de Mayenne. Bull. Soc. Sci. Bret. *30*, 1955.

GALOUX, A.: Le Essences Forestières et l'Evolution secondaire des sols. Bull. d. I. Soc. Roy. Forest. de Belgique, Août-Sept. 1954.

GAMS, H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocönologie. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 63, 1918.

GAMS, W. und PARKINSON, D.: Problematik der Bodenmykologie. Ber. Geobot. Inst. der E. T. H. Stift. Rübel *32*, Festschr. E. Schmid (1960) 1961.

GARNER, W. W. and ALLARD, H. A.: Effect of relative length of day and night and other factors of environment on growth and reproduction of plants. Journ. Agr. Res. *18*, 1920.—Ders.: Duration of the flowerless condition of some plants in response to unfavourable lengths of day. Journ. Agr. Res. *43*, 1931.

GARRET, S.: Ecological groups of soil fungi. A survey of substrate relationships. New Phytologist *50*, 1951.

GÄUMANN, E.: Untersuchungen über die Herzkrankheit (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. Beibl., Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich *7*, 1925.—Ders.: Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *44*, 1935.

GÄUMANN, E. und JAAG, O.: Der Einfluß des Windes auf die pflanzliche Transpiration. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *49*, 1939.—Dies.: Bodenbewohnende Algen als Wuchsstoffspender für bodenbewohnende pflanzenpathogene Pilze. Phytopathol. Zeitschr. *17*, 1950.

GAUSSEN, H.: Signes conventionnels pour le Travail sur le terrain. Service de la Carte Phytogeographique 1956.—Ders.: Méthodes de la Cartographie de la Végétation. C.N.R.S. 1961.

GÉHU, J. M.: Les groupements végétaux du bassin de la Sambre française. Vegetatio *10*, 1961.

GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1927. 4. Aufl. 1961.

GÉLY, J.: Mesure électrique de l'humidité des sols et contrôle des irrigations. Montpellier 1954.

GENTILE, S. e BENEDETTO, G. DI: Su alcune praterie a *Lygeum spartum* L. e su alcuni aspetti di vegetazione di terreni argillosi della Sicilia orientale e Calabria meridionale. Delpinoa n. s. *3*, 1961.

GERMAIN, R.: Note sur les premers stades de la reforestation naturelle des Savanes du Bas-Congo. Bull. Agr. du Congo Belge *36*, 1945.—Ders.: Les associations végétales de la plaine de la Ruzizi (Congo Belge) en relation avec le milieu. Publ. Inst. Nat. Etud. Agron. Congo Belge, Sér. Scient. *52*, 1952.

GERMAIN, R. et EVRARD, C.: Etude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. Publ. Inst. Nat. Etud. Agron. Congo Belge (I.N.E.A.C.), Sér. Scient. *97*, 1956.

GESLIN, H.: Etude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat. (Température et radiation solaire.) Contribution à l'étude du climat du blé. Thèse. Paris 1944.

GESSNER, F.: Ökologische Untersuchungen an Salzwiesen. 1. Salz- und Wassergehalt des Bodens als Standortsfaktoren. Ihre Abhängigkeit vom Gefälle. Mitt. Naturw. Ver. für

Neuvorpommern und Rügen *57*, 1930.—Ders.: Schwankungen im Chemismus kleiner Gewässer in ihrer Beziehung zur Pflanzenassimilation. Arch. f. Hydrobiol. *24*, 1932.
GESSNER, H.: Der verbesserte Wiegnersche Schlämmapparat. Mitt. a. d. Geb. d. Lebensmitteluntersuchungen u. Hygiene *13*, 1922.
GESSNER, H. und SIEGRIST, H.: Bodenbildung, Besiedelung und Sukzession der Pflanzengesellschaften auf den Aareterrassen. Mitt. d. aarg. naturforsch. Ges. *17*, 1925.
GIACOMINI, V.: Un esempio di tundra artica a «suolo poligonale» nelle Alpi occidentale. L'Universo, riv. dell'Ist. Geogr. Milit. *24*, 7, 1943.—Ders.: Aspetti scomparsi e relitti della vegetazione Padana. Ist. Bot. Univ. Pavia, Atti, ser. 5, *9*, 1, 1946.
GIACOMINI, V. e FENAROLI, L.: La Vegetazione. Conosci Italia Vol. II. Touring Club Italiano 1958.
GIACOMINI, V. et GENTILE, S.: Observations synthétiques sur la végétation anthropogène montagnarde de la Calabre (Italie méridionale). Delpinoa n. s. *3*, 1961.
GIACOMINI, V. e LIPPI-BONCAMBI, C.: La pedogenesi dei terreni a cuscinetti (o «zolle erbose») in Val di Madesimo (Alpi Retiche). Ann. Fac. d. Agrar. Univ. Perugia *10*, 1955.
GIBAN, J.: Repercussion de la myxomatose sur les populations de lapin de Garenne en France. La Terre et la Vie *3-4*, 1956.
GIESEKING, J. E.: The clay minerals in soils. Adv. Agron. *1*, 1949.
GILLET, H.: Variations de la flore sahelienne en fonction de l'importance de la saison des pluies. C. R. Somm. Soc. Biogéogr. *338* à *343*, 1962.
GILMOUR, J. S. L.: A decade of nomenclature. Alp. Gard. Soc. Bull. 1961.
GIRAUD-SOULAVIE, J. L.: Histoire naturelle de la France méridionale *2*, Paris 1783.
GIROUX, J.: Recherches biologiques sur les Ericacées languedociennes. Thèse Sc., Paris, Comm. S.I.G.M.A. *47*, 1936.
GIROUX J. et SOROCEANU, E.: Recherches comparatives sur la Transpiration de quelques espèces ligneuses et herbacées du Bas-Languedoc. Rev. gen. Bot. *48*, 1936, Comm. S.I.G.M.A. *51b*, 1937.
GISIN, H.: Analyses et synthèses biocénotiques. Arch. Sc. phys. et nat. *29*, 1947.
GJAEREVOLL, O.: Snoleievegetasjonen i Oviksfjellene. Acta phytogeogr. suecica *25*, 1949.
GLAGOLEVA, T. A.: Photosynthesis in the plants growing at the higher altitudes of the alpine belt in the eastern Pamirs. Bot. Journ. U.S.S.R. *47*, 11, 1962.
GLINKA, K.: Die Typen der Bodenbildung. Berlin 1914.—Ders.: Types divers de formation des sols et classification de ceux-ci. Rev. intern. de Rens. agr. *2*, 1, Rome 1924.
GLOVER, P. E., GLOVER, J. and GWYNNE, M. D.: Light, rainfall and plant survival in East Africa. II. Dry grassland vegetation. Journ. of Ecol. *50*, 1, 1962.
GODLEY, E. J.: Fauna and flora. In: Distance looks our way. The effects of remoteness of New Zealand. University of Auckland 1961.
GODWIN, H.: Studies in the ecology of Wicken Fen. Journ. of Ecol. *19*, 2, Cambridge 1931. Ders.: Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. New Phytologist *33*, 1934.—Ders.: The late-glacial period. Science progress *138*, 1947.— The spreading of the British flora considered in relation to conditions of the lateglacial period. Journ. of Ecol *37*, 1, 1949.—Ders.: The history of the British flora. Cambridge 1956.
GODWIN, H. and TANSLEY, A. G.: The vegetation of Wicken Fen. The Nat. Hist. of Wicken Fen *5*, 1929.
GODWIN, H. and TURNER, J. S.: Soil acidity in relation to vegetational succession in Calthorpe Broad, Norfolk. Journ. of Ecol. *21*, 2, 1933.
GOLA, G.: Saggio di una teoria osmotica dell'edafismo. Ann. di bot. *8*, 1910.
GOODALL, D. W.: Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. Austral. Journ. of Bot. *9*, 2, 1961.
GORHAM, E.: Chemical studies on the soils and vegetation of waterlogged habitats in the English Lake District. Journ. of Ecol. *41*, 2, 1953.—Ders.: Vegetation and the alignment of environmental forces. Ecology *36*, 1955.—Ders.: The chemical composition of rain from Rosscahill in County Galway. Irish Nat. Journ. *12*, 6, 1957.
GORHAM, E. and PEARSALL, W. H.: Production ecology. III. Shoot production in Phragmites in relation to habitat. Oikos *7*, 2, 1956.
GOUNOT, M.: Contribution a l'étude des groupements végétaux messicoles et rudéraux de la Tunisie. Ann. Serv. Bot. et Agronom. de Tunisie *31*, 1958.—Ders.: Les méthodes d'inventaire de la végétation. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Série B, *6*, 1, 1961.
GRABHERR, W.: Der Einfluß des Feuers auf die Wälder Tirols in Vergangenheit und Gegenwart. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen *60*, 1934.

GRACANIN, M.: Contribution à la classification génétique des sols. (contribution to the genetic soil classification). Rad. Acad. Yougoslave, Y, *280*, 1952.

GRACANIN, Z.: Verbreitung und Wirkung der Bodenerosion in Kroatien. Giessener Abh. zur Agrar- und Wirtschaftsf. *21*, 1962.

GRADMANN, H.: Untersuchungen über die Wasserverhältnise des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. Jahrb. f. wiss. Bot. *69, 71*, 1928.—Ders.: Über die Messung von Bodensaugwerten. Jahrb. f. wiss. Bot. *69*, 1, 1934.

GRADMANN, R.: Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. Tübingen 1898.—Ders.: Vorgeschichtliche Landwirtschaft und Besiedlung. Geogr. Zeitschr. *42*, 378, 1936.

GRAIKIOTIS, P.: La régénération naturelle des sapinières Helléniques. Vegetatio *9*, 4-5, 1960.

GRANLUND, E.: De svenska högmossarnas geologi. Sv. geol. unders. C. *373*, Stockholm 1932.

GRASSÉ, P. P.: Etude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. Bull. Biol. *63*, 4, 1929.—Ders.: Sociétés animales et effet de groupe. Experientia *2*, 1946.—Ders.: Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux? C. R. Somm. Séances, Soc. Biogéogr. *48*, 1929.

GRAY, T. R. G.: Effect of salinity on the growth of certain salt-marsh Bacteria. Nature *194*, nº 4828, 1962.

GREEN, F. H. W.: Some observations of potential evaporation, 1955-1957. Quart. J. Roy. Met. Soc. *85*, 364, 1959.—Ders.: Four years experience in attempting to standardize measurements of potential evapo-transpiration in the British Isles and the ecological significance of the results. Ass. Intern. Hydr. Sc. *48* (Symposium Hannoversch-Münden) 1959.—Ders.: A technique for measuring potential evaporation and some of its applications. Water a. Water Engineering, Dec. *1960*.

GREEN, F. W. and LEYTON, L.: Effects of forest areas on water resources, and the technique of lysimetry. Natur *184*, 17, 1959.

GREGORY, P. H.: The microbiology of the atmosphere. Plant Science Monographs. London-New York 1961.

GRIM, R. E.: Clay mineralogy. New York 1953.

GRISCH, A.: Beiträge zur Kenntnis der pflanzengeographischen Verhältnisse der Bergünerstöcke. Diss. Zürich. Beih. Bot. Centralbl. *22*, 2, 1907.

GRISEBACH, A.: Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig 1872. Ders.: Gesammelte Abhandlungen und kleinere Schriften zur Pflanzengeographie. Leipzig 1880.

GROSSE-BRAUCKMANN, G.: Untersuchungen über die Ökologie, besonders den Wasserhaushalt, von Ruderalgesellschaften. Vegetatio *4*, 1953/54.

GROSSHEIM, A. A.: Map of vegetation of the Transcaucasian republics Azerbeidjan, Armenia and Georgia. Experimental-Research Inst. of Water Economy of Transcaucasia, Tiflis 1930.—Ders.: Eine Schilderung der Vegetationsdecke von Transkaukasien (Aserbeidschan, Armenien und Georgien). Traducido del ruso por O. KAPELLER. Tiflis 1930.

GROSSKOPFF, W.: Mitt. Bundesanst. Forst- und Holzwirtschaft *11*, Hamburg 1950.

GRÜMMER, G.: Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Allelopathie. Biol. Centralbl. *72*, 1953.

GRÜNIG, P. E.: Über den Einfluβ der Entwässerung auf die Flachmoorvegetation und auf den Zuwachs der Fichte und Bergföhre im Flyschgebiet der Voralpen. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *31*, 2, 1955.

GSCHWIND, M.: Gesteinsverwitterung und Bodenbildung von Sedimentgesteinen unter spezieller Berücksichtigung schweizerischer Verhältnisse. Geol. Rundschau *29*, 35, 1938.

GSCHWIND, M. und NIGGLI, P.: Untersuchungen über die Gesteinsverwitterung in der Schweiz. Beitr. z. Geol. d. Schweiz. Geob. Ser. *17*, 1931.

GUINOCHET, M.: Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Thèse, Grenoble, Comm. S.I.G.M.A. *59*, 1938.—Ders.: Contribution à l'étude phytosociologique du Sud Tunisien. Bull. Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord *42*, 1951.—Ders.: Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques unes de leurs conséquences. Veröff. d. Geob. Inst. Rübel *29*, 1954.—Ders.: Logique et dynamique du peuplement végétal. Evolut. des Sc. 7. 1955.—Ders.: Sciences naturelles et culture générale. Bull. de l'Union des Natural. *43*, 2, 1956. (Véase también addenda.)

GUINOCHET, M. et CASAL, P.: Sur l'analyse différentielle de Czekanowski et la Phytosociologie. Bull. Serv. Carte Phytogéogr. Ser. B. *2*, 1, 1957.

GUMINSKA, B.: Mikroflora lasow bukowych Rabsztyna i Maciejowej. The fungi of the beech forests of Rabsztyn and Maciejowa (A study of floristic and ecological conditions). Monogr. Bot. *13*, 1962.

GUT, R. C.: Le gaz carbonique dans l'atmosphère forestière. These, Berne 1929.
GUTTENBERG, H. V. und BUHR, H.: Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchia-Pflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta *24*, 1935.
GUTZWILLER, R.: Über die Bedeutung der shhweizerischen Waldbaulehre für die Bewirtschaftung der tropischen Regenwälder. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *9/10*, 1955.
GUYOT, H.: Association standard et coéfficient de communauté. Bull. Soc. Bot. Genève 1924.
GUYOT, L.: Les excrétions racinaires toxiques chez les végétaux. Bull. Techn. d'Inform. *59*, 1951.—Ders.: De l'analyse quantitative du stock de graines dormantes des espèces adventices dans les sols cultivés et incultes. Comm. au Coll. «Biologie des Mauvaises herbes», Grignon 1961.
GUYOT, L., GUILLEMAT, J. et MONTEGUT, J.: De l'effet biostatique sélectif exercé par certaines plantes phyto-toxiques sur la microflore du sol. Ann. des Epiphyties *2*, 1955.

HAGEN, C. E., LEGETT, J. E. and JACKSON, P. C.: The sites of orthophosphate uptake by barley roots. Proc. Nat. Acad. Sci. *43*, 496, 1957.
HAGEN, R. M.: Temperature and growth processes. In SHAW 1952, S. 336-366, 467-471; Soil temperature and plant growth, ibidem E. 367-447, 471-479. 1952.
HAGERUP, O.: Etude des types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Copenhague 1930.
HAKULINEN, R.: Ökologische Beobachtungen über die Flechtenflora der Vogelsteine in Süd- und Mittelfinnland. Arch. Soc. Vanamo *17*, 1, 1962.
HALLER, A. v.: Historia stirpium indigenarum Helvetiae. Goettingae 1768.
HALLSWORTH, E. G. and COSTIN, A. B.: Soil classification. Journ. Austral. Inst. Agric. Sci. *16*, 1950.
HALWAGY, R.: The vegetation of the semi-desert North East of Khartoum, Sudan. Oikos *12*, 1, 1961.
HANDSCHIN, E.: The invasion of a Missouri river alluvial flood plain. Univers. of Cincinnati 1918.
HARBERD, D. J.: Application of a multivariate technique to ecological survey. Journ. of Ecol. *50*, 1, 1962.
HARDER, R. FILZER, P. und LORENZ, A.: Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif (algerische Sahara). Jahrb. f. wiss. Bot. *75*, 1, 1931.
HARDY, M.: A note upon the methods of botanical geography. Scott. Geogr. Mag. 1902.
HARMSEN, G. W. and VAN SCHREVEN, D. A.: Mineralization of organic nitrogen in soil. Adv. Agron. *7*, 1955.
HARPER, P. C.: The soils and vegetation of Lammermuir. Journ. of Ecol. *50*, 1, 1962.
HARRIS, J. A., GORTNER, R. A., HOFFMANN, W. F., LAWRENCE, J. V. and VALENTINE, A. T.: The osmotic concentration, specific electrical conductivity of the tissue fluids of the indicator plants of Tooele Valley, Utah. Journ. Agr. Res. *27*, 1924.
HARTMANN, F. K.: Naturnahe Waldgesellschaften Deutschlands in regonales und standortsökologischer Anordnung (mit Ausnahme des Alpengebietes). In «Grundlagen der Forstwirtschaft», Hannover 1958.
HARTMANN, H.: Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. Jahresber. Nat. Ges. Graub. N. F. *86*, 1957.
HARTOG, C. DEN: The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Acad. Proefschr. Amsterdam 1959.
HAUGSJA, P. K.: Über den Einfluß der Stadt Oslo auf die Flechtenvegetation der Bäume. Nyt Mag. Naturvid. *66*, 1930.
HAUMAN, L.: Etude phytogéographique de la Patagonie. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *58*, 2, 1926.—Ders.: Les modifications de la Flore Argentine sous l'action de la civilisation (essai de géobotanique humaine). Mém. Acad. Roy. Belg. *19*, 1928.
HAUMAN, L., BURKART, A., PARODI, L. R. y CABRERA, A. L.: La vegetación de la Argentina. Geogr. de la Rep. Argentine *8*, 1947.
HAURI, H. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Englers bot. Jahrb. *50*, 1914.
HAVAS, P.: Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore. Ann. Bot. Soc. Vanamo *31*, 2, 1961.
HÄYRÉN, E.: Landvegetation und Flora der Meerfelsen von Tvärminne. Acta. Soc. Fauna et Flora Fenn. *39*, 1914.—Ders.: Aus den Schären Südfinnlands. Verh. d. Intern. Ver. f. theor. und angew. Limnologie *5*, 1931.

HEER, O.: Die Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Teiles des Kantons Glarus. Mitt. a. d. Geb. d. theoret. Erdkunde. Zürich 1835.
HEIBERG, S. O. and CHANDLER, R. F.: A revised nomenclature of forest humus layers for the north-eastern United States. Soil Sci. *52*, 1941.
HEIKINHEIMO, O.: Der Einfluß der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. Acta forest. fenn. *4*, 1915.
HEIMANS, J.: De Herkomst van de Zinkflora aan de Geul. Ned. Kruidk. Archief *46*, 1936.—Ders.: L'accessibilité, terme nouveau en Phytogéographie. Vegetatio *5-6*, 1954.
HEINEMANN, P.: Les landes à *Calluna* du district picardo-brabançon de Belgique. Vegetatio *7*, 2, 1956.
HEINIS, FR.: Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosenttenpflanzen. Festschr. F. Zschokke. Basel 1920.—Ders.: Beiträge zur Mikrobiocoenose in alpinen Pflanzenpolstern. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel 1936, 1937.
HEINTZE, A.: Handbuch der Verbreitungsökologie der Pflanzen. Stockholm, Selbstverlag, 1932-1935.
HENRICI, M.: Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verh. d. naturf. Ges., Basel *30*, 1918/19.
HENSEL, R. L.: Recent studies on the effect of Burning on Grassland vegetation. Ecology *4*, 1923.
HERZOG, T:. und HÖFLER, K.: Kalkmoosgesellschaften im Goqing. Hedwigia *82*, 1-2, 1944.
HESLOP-HARRISON, J.: A note on temperature and vapour pressure deficit under drought conditions in some microhabitats of the Burren Limestone, Co. Clare. Proc. Roy. Irish Acad. *61*, Sect. B, 6, 1960.—Ders.: Origin of Exine. Nature *195*, 1962.
HESSELMAN, H.: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische und pflazengeographische Studie. Beih. Bot. Centralbl. *17*, 1904.—Ders.: Om vattnets syrehalt och dess inverkan på skogsmarkens försumpning och skogens växtlighed. Medd. fr. Statens Skogsförsöksanst. 7, 1910.—Ders.: Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmaner. Ebenda *13/14*, 1917.—Ders.: Studien über die Humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. Ebenda *22*, 1926.—Ders.: Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke für die erste Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze. Ebenda *23*, 1927. Ders.: Über die Humidität des Klimas Schwedens und ihre Einwirkung auf Boden, Vegetation und Wald. Ebenda *24*, 4, 1932.—Ders.: Über die Abhängigkeit der Humusdecke von Alter und Zusammensetzung der Bestände im nordischen Fichtenwald von blaubeerreichem *Vaccinium*-Typ und über die Einwirkung der Humusdecke auf Verjüngung und Wachstum des Waldes. Ebenda *30*, 4, 1937.
HEVESY, G.: Interaction between the phosphorus atoms of the wheat seedling and the nutrient solution. Ark. Bot. *33*, 2, 1945.
HILDEBRAND, F.: Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
HILDEBRAND, O.: Pflanzensoziologische Reichskartierung. Mitt. des Reichsamts für Landesaufnahme *1*, 1939.
HILGARD, E. W.: Soils. New York 1914.
HILITZER, A.: Über den Einfluß der Humusstoffe auf das Wurzelwachstum. Beih. Bot. Centralbl. *49*, 1, 1932.
HINTIKKA, V.: Zur Ökologie einiger an Brandplätzen vorkommender Blätterpilzarten. Karstenia *5*, 1960.
HOCQUETTE, M.: Etude sur la Végétation et la Flore du Littoral de la mer du Nord de Nieuport à Sangatte. Arch. de bot. *1*, 4, 1927.
HOEG, O. A.: Zur Flechtenflora von Stockholm. Nyt Mag. for Naturvid. *75*, 1934.
HOEK, C. VAN DEN: Groupements d'algues des étangs saumâtres méditerranéens de la côte française. Vie et Milieu *11*, 3, 1960.
HÖFLER, K.: Pilzsoziologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *55*, 10, 1938.—Ders.: Zur Kälteresistenz einiger Hochmooralgen. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien *92*, 1951.—Ders.: Über Pilzaspekte Vegetatio *5-6*, 1954.—Ders.: Über pilzsoziologie. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien *95*, 1955. Ders.: Über die Gollinger Kalkmoosvereine. Sitzungsb. Österr. Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl., Abt. 1, *168*, 1959.—Ders.: Sommerliche Pilzaspekte um Bayreuth. Zeitschr. f. Pilzkunde *28*, 1, 1962.
HÖFLER, K. und DISKUS, A.: Algen-Kleingesellschaften aus den Mooren des Eggstädter Seengebietes im Bayerischen Alpenvorland. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien *97*, 1957.
HÖFLER, K. und FETZMANN, ELSALORE: Eine Mikroassoziation aus Moosen und Algen in der Trögern-Klamm Südkärntens. Phyton *8*, 3-4, 1959.—Dies.: Algen-Kleingesellschaften

des Salzlachengebietes am Neusiedler See I. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. I, *168*, 1959.

HOFMANN, A.: Il nubifragio di Salerno. Monti e boschi *1*, 1955.—Ders.: La faggeta depressa del Gargano. Delpinoa. 3, Napoli 1961.

HOFFMANN, J. V.: Adaption in Douglas fir. Ecology. *2*, 1921.

HOBES, M. et ANSIAUX, J. R.: Sur l'expression des variations hydriques chez les végétaux. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *77*, 1945.

HORVAT, I.: Vegetationsstudien in den kroatischen Alpen. I.—II. Bull. intern. de l'Acad. Yougosl. d. sc. et des arts, cl. sc. math. et nat. *24-25*, 1930/1931.—Ders.: Pflanzensoziologische Walduntersuchungen in Kroatien. Ann. pro exper. forest., Zagreb 1938.—Ders.: Die Pflanzenwelt Kroatiens. Zagreb 1942.—Ders.: Istrazivanje i kartiranje vegetacije planinskog skupa Risnjaka i Snjeznika. Sumarski List. *74*, 1950.—Ders.: Vegetacija ponikava. Die Vegetation der Karstdolinen. Geogr. glasnik *14-15*, 1953.—Ders.: Pflanzengeographische Gliederung Südosteuropas. Vegetatio *5-6*, 1954.—Ders.: Die Pflanzenwelt der Karst-Ponikven - eine besondere Vegetationserscheinung. Phyton *9*, 3 et 4, 1961.—Ders.: Die Grenze der mediterranen und mitteleuropäischen Vegetation in Südosteuropa im Lichte neuer pflanzensoziologischer Forschungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *75*, 3, 1962.—Ders.: Vegetacija planina zapadne Hrvatske. (La végétation des montagnes de la Croatie d'ouest.) Acta Biologica *22*, Zagreb 1962.—Ders.: Die Vegetation Südosteuropas in klimatischem und bodenkundlichem Zusammenhang. Mitt. Österr. Geogr. Ges. *104*, 1-2, 1962.

HORVAT, I., PAWLOWSKI, B. und WALAS, J.: Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, B, 1, 1937.

HORVATIĆ, S.: Prilog poznavanju korovne vegetacije rizista na Jelas-polju. Beitrag zur Kenntnis der Unkrautvegetation der Reisfelder in Jelas-polje (Kroatien, Jugoslawien). Soc. Sc. Nat. Croatica. Glas. Biol. Sekc. 2B, *2/3*, 1948/49.—Ders.: Pflanzengeographische Gliederung des Karstes Kroatiens und der angrenzenden Gebiete Jugoslawiens. Acta Bot. Croatica 16, 1957.

HOSOKAWA, T.: Studies on the life-forms of vascular epiphytes and the epiphyte flora of Ponape. Trans. of the Nat. Hist. Soc. of Taiwan 33, 1943.

HOSOKAWA, T. and ODANI, N.: The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. Journ. of Ecol. *45*, 1957.

HÖSSLEIN, L.: Molluskengesellschaften alpiner Rasen im Allgäu. Ber. d. Naturf. Ges. 1948.

HOUTEN, J. G. TEN: Untersuchungen an niedreländischen Mooren. E. Korenburgerveen. Rec. des Trav. bot. néerland. *32*, 1935.

HUBER, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924.—Ders.: Eine einfache Methode zur Messung der Verdunstungskraft am Standort. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *42*, 1924.—Ders.: Der Wasserhaushalt der Pflanzen. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. *6*, 1, 1928.—Ders.: Lebensbedingungen der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturw. 2. Aufl. *6*, 1931.—Ders.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Freising-München 1935.—Ders.: Mikroklimatische und Pflanzentemperaturregistrierungen mit dem Multithermographen von Hartmann u. Braun. Jahrb. f. wiss. Bot. 1937.—Ders.: Versuche zur Messung des Wasserdampf- und Kohlendioxyd-Austausches über Pflanzenbeständen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1, *155*, 1947.—Ders.: Die mutmasslichen Auswirkungen der heurigen Dürre auf den Wald. Allgem. Forstzeitschr. *23*, 1947.—Ders.: Die Jahresringe der Bäume als Hilfsmittel der Klimatologie und Chronologie. Die Naturwiss. *35*, 5, 1948.—Ders.: Versuch einer kontinuierlichen gasanalytischen Transpirationsregistrierung. Rapports et Comm. Sect. 11 et 12, 8ème Congrès Intern. de Bot. Paris 1954.

HUBER-PESTALOZZI, G.: Die Schwebeflora (das Phytoplankton) der alpinen und nivalen Stufe. In SCHRÖTER: Pflanzenleben der Alpen III, Zürich 1925.

HÜBSCHMANN, A. VON: Einige Moosgesellschaften silikatreicher Felsgesteine. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.—Ders. 1.: Kleinmoosgesellschaften extremster Standorte. 2.: Zur Systematik der Wassermoosgesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *6/7*, 1957.—Ders.: Einige Ackermoos-Gesellschaften des nordwestdeutschen Gebietes und angrenzender Landesteile und ihre Stellung im pflanzensoziologischen System. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *8*, 1960.—Ders.: Das *Schistostegetum osmundaceae* (Gams 1927) Duda 1951. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

HUECK, K.: Vegetationsstudien auf brandenburgischen Hochmooren. Ber. f. Naturdenkmalpflege *10*, 1925.—Ders.: Das Pflanzenkleid der Heimat. Breslau 1926.—Ders.: Richtlinien

für die vegetationskundliche Kartierung von Deutschland im Masstab 1:25000. Ber. d. Freien Ver. f. Pflanzengeogr. und syst. Bot., Fedde Rep. Beih. *71*, 1933.—Ders.: Vegetationskarten aus Argentinien. Die Erde 1950/51/52.—Ders.: Eine biologische Methode zum Messen der erodierenden Tätigkeit des Windes und des Wassers. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *64*, 2-3, 1951.

HUECK, H. J.: Myco-sociological methods of investigation. Vegetatio *4*, 1953/54.

HUGHES, R. E.: The application of certain aspects of multivariate analysis to plant ecology. Rec. Advances in Bot. 1961.

HULT, R.: Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Diss. Helsingfors 1881.

HUMBERT, H.: La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. Mém. de l'Acad. malgache *5*, 1927.—Ders.: Les aspects biologiques du problème des feux de brousse et la protection de la nature dans les zones intertropicales. Bull. Séanc. Inst. Roy. Col. Belg. *9*, 3, 1938.—Ders.: Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar. C. R. Somm.-Soc. Biogéogr., Fr. 1961.

HUNDT, R.: Einige Beobachtungen über die Höhenstufendifferenzierung der Mähwiesen in der mediterranen *Quercus ilex*-Stufe von Montpellier. Vegetatio *10*, 1961.

HUNZIKER, TH.: Zum Einfluss der Bodenflora auf die natürliche Föhrenverjüngung. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *1/2*, 1952.

HUSTEDT, FR.: Die Diatomeenflora des Interglazials von Oberohe in der Lüneburger Heide. Abh. Naturw. Ver. Bremen 33, 1954.

HUTAMURA, S. und IHARA, N.: Der jährliche Lebensrhythmus des immergrünen Laubgehölzes von Lorbeer- und Hartlaub-Typen in Südwestjapan. Jap. Journ. of Ecol. *9*, 4, 1959.

HUTCHINS, L. M.: Diseases and the forest. Trees. The Yearbook of Agriculture. Washington 1949.

IABLOKOFF, A. K.: Particularités du microclimat des trous à gelée. Rev. forest. fr. *6*, 1949.

ILIJANIC, L.: Typologisch-geographische Gliederung der Niederungswiesen Nordkroatiens im klimatischen Zusammenhang. Acta Bot. Croat. *22*, 1963.

ILJIN, W. S.: Synthesis of starch in plants in the presence of Calcium and Sodium Salts. Ecology *6*, 1925.—Ders.: Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Beih. Bot. Centralbl. *50*, 1, 1932.—Ders.: The point of death of plants at low temperatures. Bull. Ass. Russe Rech. sc. à Prague *1*, (6), 4, 1934.—Ders.: Zur Physiologie der kalkfeindlichen Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. *54*, A, 1936.—Ders.: Precipitation of calcium by plants on different habitats. Bull. Ass. Russe Rech. sc. à Prague *5*, 10, 1937.

ILVESSALO, Y.: Vegetationsstatistiche Untersuchungen über die Waldtypen. Acta forest. fenn. *20*, 1922.—Ders.: Ein Beitrag zur Frage der Korrelation zwischen den Eigenschaften des Bodens und dem Zuwachs des Waldbestandes. Acta forest. fenn. *52*, 1923.

IMPENS, I.: Over het Gebruik van enkele zeer eenvoudige Evaporimeters (Piche, Poreuze Potten) voor het bepalen van de Verdampingskracht van de Lucht. Rijkslandbouwhogeschool Gent, Meded. Labor. Plantecol. *1*, 1962.—Ders.: Enkele Methodes voor de berekening van de Potentiële Evaporatie (vrij watervlak, naakte grond) en Evapotranspiratie (Gras) uit Klimatologische gegevens-Vergelijking met Direkte Waarnemingen. Rijkslandbouwhogeschool Gent, Meded. Labor. Plantecol. *4*, 1962.

IMPENS, I. en SCHALCK, J.: Studie van de Verdamping uit een Piche-Evaporigraaf en de Samenhang ervan met Temperatuur, Luchtdruk, Windsnelheid, Windrichting, Verzadingsdeficiet, Insolatie en Radiatie. Rijkslandbouwhogeschool Gent, Meded. Labor. Plantecol. *2*, 1962.—Dies.: Het gebruik van een meervoudige regressie om de invloed van Temperatuur, Windsnelheid, Luchtdruk, Verzadingsdeficiet, Insolatie en Radiatie op het Droogvermogen van de Lucht weer te geven. Med. Lab. Plantecol. *5*, 1962.

INGRAM, M.: The ecology of the cairnforms IV. The Juncuszone: *Juncus trifidus* communities. Journ. of Ecol. *46*, 1958.

ISSLER, F.: Recherches sur la présence de plantes calciphiles dans les Vosges cristallines. Bull. Ass. Philomath. Als. et Lorr. *8*, 5, 1938.

IVANOFF, L. A.: The present state of the question of drought resistance. Bull. applied Botany Petrograd 1922.—Ders.: Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. I. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *42*, 1924.

IVANOFF, L., SSILINA, A. et ZELNIKER, J.: A propos de la méthode de pesée rapide pour

la détermination de la transpiration dans des conditions naturelles. Bot. Zeitschr. U. R. S. S. 35, 2, 1950.
IVERSEN, J.: Studien über die *p*H-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. Bot. Tidsskr. *40,* 4, 1929.—Ders.: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Kopenhagen 1936.—Ders.: Plantevaekst, dyreliv og klima i det senglaciale Danmark. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl., 1947.—Ders.: Über die Korrelationen zwischen den Pflanzenarten in einem grönländischen Talgebiet. Vegetatio *5-6,* 1954.
IVERSEN, J. und OLSEN, S.: Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. Bot. Tidsskr. *46,* 2, 1943.
IWATSUKI, Z.: The epiphytic bryophyte communities in Japan. Journ. of the Hattori Bot. Lab. *22,* 1960.

JAAG, O.: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland. Beitr. z. Kryptogamenflora der Schweiz *9,* 3, Bern 1945.
JACCARD, P.: Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. *37,* 1901.—Ders.: Lois de distribution florale dans la zone alpine. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. *38,* 1902 und *44,* 1908.—Ders.: La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale. Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat. *2,* 1922.—Ders.: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11,* 5, 1928.
JACKSON, M. L. and SERMAN, G. D.: Chemical weathering of minerals in soils. Adv.: Agron. *5,* 1953.
JACOB, A.: Magnesium, der fünfte Pflanzennährstoff. Stuttgart 1955.
JACQUEMART, S.: Contribution à l'écologie des haldes calaminaires. I. Colonisation d'un milieu neuf. Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg. *34,* 1958.
JAKUCS, P.: Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südosteuropas. Monographie der Flaumeichen-Buschwälder I. Budapest 1961.
JASMUND, K.: Die silicatischen Tonminerale, 2. Aufl. Monographien zu «Angewandte Chemie» und «Chemie-Ingenieur-Technik». Weinheim/Bergstr. 1955.
JAVILLIER, M.: Recherches sur la présence et le rôle du zinc chez les végétaux. Thèse Paris 1908.
JENÍK, J.: Die Wind- und Schneewirkungen auf die Pflanzengesellschaften im Gebirge Belanské Tatry. Vegetatio *8,* 2, 1958.
JENÍK, J. und KOSINA, ZD.: Thermistorovy teplomer pro potreby fytoekologie. Thermistor-Thermometer für phytoökologische Zwecke. Preslia *32,* 1960.
JENNY, H.: Klima und Klimabodentypen in Europa und in den Vereinigten Staaten von Nordamerika. Bodenkundl. Forsch. *1,* 1929.—Ders.: Gesetzmässige Beziehungen zwischen Bodenhumus und Klima. Die Naturwissenschaften *18,* 41, 1930.—Ders.: The clay content of the soil as related to climatic factors, particularly temperature. Soil Science *40,* 2, 1934.—Ders.: Great soil groups in the equatorial regions of Colombia, South America. Soil Science *66,* 1, 1948.—Ders.: Factors of soil formation. New York 1941.—Ders.: Arrangement of soil series and types according to functions of soil forming factors. Soil Science *61,* 1946.—Ders.: Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. Soil Science *69,* 1, 1950.
JENNY, H. and GROSSENBACHER, K.: Root-soil boundary zones as seen in the Electron microscope. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. *27,* 273-7, 1963.
JENNY, H., BINGHAM, F. and PADILLA SARAVIA, B.: Nitrogen and organic matter contents of equatorials soils of Colombia, South America. Soil Science *66,* 3, 1948.
JENNY, H. and LEONARD, C. D.: Functional relationships between soil properties and rainfall. Soil. Sci. *38,* 1934.
JENNY, H. and OVERSTREET, R.: Contact effects between plant roots and soil colloids. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. *24,* 1938.
JENNY-LIPS, H.: Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. Beih. Bot. Centralbl. *46,* 2, 3, 1930.
JENSEN, U.: Die Vegetation des Sonnenberger Moores im Oberharz und ihre ökologischen Bedingungen. Natursch. u. Landschaftspfl. in Niedersachsen *1,* 1961.
JESSEN, K. and HELBAEK, M.: Cereals in Great Britain and Ireland in Prehistoric and Early Historic Times. Kong. Danske Videnskab. Selskab, Biol. Skrifter *3,* 2, 1944.
JORGENSEN, C. A., SORENSEN, TH. and WESTERGAARD, M.: The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. *9,* 4. 1958.

KALELA, A.: Über die Steppen- und Wüstenvegetation in Patagonien. Sitzungsber. d. Finnisch. Akad. d. Wiss. 1946.

KALELA, E. K.: Untersuchungen über die Entwicklung der Fichten-Weisserlen-Mischbestände in Ostfinnland. Acta forest. fenn. *44*, 2, 1937.

KALLIOLA, R.: Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands. Diss. Helsinki 1939.

KÁRPÁTI, I. und KÁRPÁTI, V.: Die zönologischen Verhältnisse der Auenwälder Albaniens. Acta Bot. Hung. *7*, 3-4, 1961.

KASSAS, M. and ZAHRAN, M. A.: Studies on the ecology of the red sea coastal land. 1. The district Gebel Ataqa and el-Galata el-Bahariya. Bull. Soc. Géogr. d'Egypte *35*, 1962.

KATZ, N. J.: Die Grundprobleme und die neue Richtung der Phytosociologie. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen *21*, 2-3, 1933.

KATZNELSON, H.: Soil Science *62*, 343-354, 1946.

KAUTER, A.: Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser. Diss. E. T. H. Zürich. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *42*, 1, 1933.

KECK, G.: Messungen der Radioaktivität des Luftstaubes im Raum von Wien und auf dem Jungfraujoch. Sitzungsber. Österr. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I *169*, 9-10. Wien 1960.

KELLER, B A.: The plant-world of the Russian steppes, semi-deserts and deserts. Woronesch 1923.—Ders.: Halophyten-Xerophytenstudien. Journ. of Ecol. *13*, 1925.—Ders.: Distribution of vegetation on the plains of European Russia. Journ. of Ecol. *15*, 1927.—Ders.: Über den anatomischen Bau dürre- und hitzeresistenter Blätter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *51*, 10, 1934.

KELLEY, W. P. and BROWN, S. M.: Base exchange in relation to alkali soils. Soil Science 1925.

KERNER V. MARILAUN, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.

KERSHAW, K. A.: Quantitative ecological studies from Landmannahellir, Iceland. II. The rhizome behaviour of Carex bigelowii and Calamagrostis neglecta. Journ. of Ecol. *50*, 1, 1962; Dass. III.: Variation of performance in Carex bigelowii. Journ. of Ecol. *50*, 2, 1962.

KEVAN, D. K. MC E.: Soil animals. New York 1962.

KIHLMAN, A. O.: Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. *6*, 1890.

KILLIAN, CH.: Etudies écologiques sur la répartition du chlorure de sodium dans les psammophytes et halophytes algériens. Ann. Physiol. et Physico-Chimie Biol. *7*, 3, 1931.—Ders.: Biologie végétale au Fezzan. Mission scientifique du Fezzan *1944/45*. Inst. Rech. sahar. Univ. Alger *4*, 1945.—Ders.: Le déficit de saturation hydrique chez les plantes sahariennes. Rev. gén. Bot. *54*, 1947.—Ders.: Conditions édaphiques et réactions des plantes indicatrices de la région alfatière algérienne. Ann. Agronom. *1*, 1948.

KILLIAN, CH. et FAUREL, L.: Observations sur la pression osmotique des végétaux désertiques de l'Algérie. Bull. Soc. Bot. Fr. *80*, 1933.

KILLIAN, CH. et FEHÉR, D.: Le rôle et l'importance de exploration microbiologique des sols sahariens, en «La vie dans la région désertique nordtropicale de l'ancien monde», Paris 1938.

KINZEL, W.: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte der Samenkeimung. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft *13*, 1915.

KIRSTE, A. und WALTHER, K.: Bestandsverschiebung auf Wiese und Weide unter dem Einfluss von Düngung und Nutzung. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.

KIVENHEIMO, V. J.: Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *22*, 2, 1947.

KLAPP, E.: Zum Ausbau der Graslandbestandesaufnahme zu landwirtschaftswissenschaftlichen Zwecken. Pflanzenbau, Pflanzenschutz und Pflanzenzucht *6*, 7, 1930.—Ders.: Das Grünland Grossbritanniens. Forschungsdienst 6, 1, 1938.—Ders.: Erträge von Pflanzengesellschaften in Beziehung zu Grundwasser und Nährstoffversorgung. Angew. Pflanzensoz. Stolzenau/Weser 1954.—Ders.: Grundzüge einer Grünlandlehre. Wissensch. Zeitschr. F. Schiller-Univ. Jena *7*, 1, 1957/58.

KLAPP, E. und Mitarbeiter: Die Grünlandvegetation des Eifelkreises Daun und ihre Beziehung zu den Bodengesellschaften. Angew. Pflanzensoziologie, Festschr. Aichinger *2*, Wien 1954.

KLAUSING, O.: Über die chemische Pufferwirkung von Regenwasser und ihre möglichen Einflüsse auf das *p*H des Bodens. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *68*, 1955.—Ders.: Standortsö-

kologische Untersuchungen in deutschen Mittelgebirgswäldern. Dissert.-Auszug. Darmstadt 1955.—Ders.: Erfahrungen mit einem neuen Piche-Atmographen. Ein Beitrag zum Verdunstungsproblem. Meteorologische Rundschau *10,* 1957.—Ders.: Untersuchungen über Vegetation und Wasserhaushalt am Volcan de San Salvador. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *71,* 10, 1959.

KLEIN, R. M.: Der Küstenwald in Rio Grande do Sul (Südbrasilien). Pesquisas *5,* 14, 1961.

KLEMENT, O.: Zur Flechtenvegetation Schleswig-Holsteins. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein *24,* 1, 1949.—Ders.: Die Stellung der Flechten in der Pflanzensoziologie. Vegetatio *8,* 1, 1958.—Ders.: Zur Soziologie subarktischer Flechtengesellschaften. Nova Hedwigia *1,* 2, 1959.

KLIKA, J.: Ein Beitrag zum Erkennen der Lichtverhältnisse in Assoziationen des *Festucion vallesiacae*-Verbandes und in Flaumeichenwäldern. Natur und Heimat, 1937.

KLIMASZEWSKI, M., SZAFER, W., SZAFRAN, B. and URVANSKI, J.: The Dryasflora of Kroscienko on the river Dunajec. Bull. Inst. géol. de Pologne *24,* 1939.

KNAPP, R.: Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Stuttgart 1948.—Ders.: Pflanzengesellschaften, hemmende und fördernde Einflüsse unter Pflanzen. Die Umschau *20,* 1953.—Ders.: Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. 1. Bd. Ludwigsburg 1954.—Ders.: Gibberelline und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. In: Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1962.

KNAPP, R. und THYSSEN, P.: Untersuchungen über die gegenseitige Beeinflussung von Heilpflanzen in Mischkulturen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *65,* 1952.

KNAPP, R. und LIETH, H.: Über Ursachen des verstärkten Auftretens von erdbewohnenden Cyanophyceen. Arch. f. Mikrobiol. *17,* 1952.

KNIGHT, R. C.: Further observations on the transpiration, stomata, leaf, water-content and wilting of plants. Ann. of Bot. *36,* 1922.

KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Systematisch-kritische Studie, Diss. E. T. H. Jahrb. d. St. Gall. naturwiss. Ges. *61,* II, 1926.—Ders.: Pflanzensoziologische Skizzen aus den Reisfeldgebieten des Piemont (Po-Ebene). Vegetatio *5-6,* 1954.

KOLBE, W.: Korrelationsstatistische Probleme der Grünlandsoziologie. Diss. Univ. Bonn 1956.

KONONOWA, M. M.: Die Humusstoffe des Bodens. Moskau 1951. (Traducido y revisado por H. BEUTELSPACHER, Berlin 1958.)

KOPEROWA, W.: Late-pleistocene locality of *Koeniga islandica* L. in Poland. Acta Palaeobot. *2,* 3, 1962.

KORNAS, J.: Revue systématique et spectres de la biologie florales des associations végétales rocheuses du Jura Cracovien. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, B, 1949.

KORNAS, J. et MEDWECKA-KORNAS, A.: Associations végétales sous-marines dans le golfe de Gdansk (Baltique polonaise). Vegetatio *2,* 2-3, 1950.

KORNAS, J., PANCER, E. and BRZYSKI, B.: Studies on sea-bottom vegetation in the Bay of Gdansk off Rewa. Fragm. Flor. et Geobot. *6,* 1, 1960.

KORNECK, D.: Die Pfeifengraswiesen und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften in der nördlichen Oberrheinebene und im Schweinfurter Trockengebiet. I. Das Molinietum medioeuropaeum. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. *21,* 1, 1962.

KOVACS, M.: Die Schlagvegetation des Mátra-Gebirges. Acta Bot. Hung. *7,* 3-4, 1961.—Ders.: Die Moorwiesen Ungarns. Die Vegetation ungarischer Landschaften *3,* Budapest 1962.

KOZLOWSKA, A.: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du plateau de la Petite Pologne. Bull. de l'Acad. Polon. des Sc. et Lettres, B, 1925.—Dies.: The influence of plants on the concentration of hydrogen-ions of the medium. Polska Akad. Umiejet., Prace Rolniczo-Lesne *8,* Krakow 1933.—Dies.: Diluviale Säugetiere aus der Umgebung von Milowice bei Mala Dabrowka. Wydawnictwa muzeum slaskiego w Katowice dzial *3,* 6, 1933.

KRAJINA, V. J.: Can we find a common platform for the different schools of forest type classification? Silva Fennica *105,* 1960.—Ders.: Ecology of the forests of the Pacific Northwest. Progr. Rep. Nat. Res. Council grand *92,* Univ. of Brit. Columbia, Vancouver 1963.

KRAUS, G.: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.

KRAUSCH, H.-D.: Mikroklimatische Untersuchungen an Steppenpflanzen-Gesellschaften der Randhänge des Oderbruches. Arch. f. Natursch. *1,* 2, 1962.

KRAUSE, W.: Über Keimung und Jugendwachstum im Hinblick auf die Entwicklung der

Pflanzendecke. 2. Mitt. Planta *38,* 1950.—Ders.: Die Untersuchung der Pflanzengesellschften des Grünlandes im Dienste der Wirtschaftsplanung. «Kalium-Symposium 1957.»
KRAUSE, W. und KLEMENT, O.: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 3. Felsflechtengesellschaften im Gastovic-Gebiet (Bosnien) und Zlatibot-Gebirge (Serbien). Vegetatio *8,* 1, 1958.—Dies.: Flechten und Flechtengesellschaften auf Nord-Euböa (Griechenland). Nova Hedwigia *4,* 1 u. 2, 1962.
KRAUSE, W. und LUDWIG, W.: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 2. Pflanzengesellschaften und Standorte im Gastovic-Gebiet (Bosnien). Flora *145,* 1957.
KREH, W.: Das Ergebnis der Vegetationsentwicklung auf dem Stuttgarter Trümmerschutt. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5,* 1955.
KRETSCHMER, L.: Die Pflanzengesellschaften auf Serpentin im Gurhofgraben bei Melk, Verh. Zool.-Bot. Ges. *80,* 3-4 (1930), 1931.
KRIEGER, H.: Die flechtenreichen Pflanzengesellschaften der Mark Brandenburg. Beih. Bot. Centralbl. *57,* B, 1937.
KROHN, V.: Über die Vegetation der Baumstümpfe in Südfinnland. I. Die Stirnvegetation. Ann. Acad. Sc. Fenn. 1924.
KRÜGER, P. und DUSPIVA, F.: Der Einfluss der Sonnestrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. Biologia Generalis *9,* 2, 1933.
KUBIËNA, W. L.: Micropedology. Ames, Iowa (U. S. A.) 1938.—Ders.: Entwicklungslehre des Bodens. Wien 1948.—Ders.: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart 1953.
KUBOVEC, H.: Der Ca-Gehalt in *Tradescantia zebrina* bei verschiedenen Kulturbedingungen. Beih. Bot. Centralbl. *54,* A, 1936.
KÜCHLER, A. W.: A geographic system of vegetation. Geograph. Rev. *37,* 2, 1947.—Ders.: Physiognomic classification of vegetation. Ann. Assoc. Americ. Geogr. *39,* 3, 1949.
KÜHNHOLTZ-LORDAT, G.: Les dunes du Golfe du Lion. Essai de Géographie botanique. Paris 1923.—Ders.: La terre incendiée. Nimes 1938.
KUJALA, V.: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. II. Comm. Inst. quaest. forest. Finnl. *10,* 1925.—Ders.: Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nordfinnland. Comm. Inst. quaest. forest. Finnl. *10,* 1926.—Ders.: Can we find a common platform for the different schools of forest type classification? Silva Fennica *105,* 1960.
KULCZYNSKI, S.: Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, B, *2,* 1928.—Ders.: Die altdiluvialen Dryasfloren der Gegend von Przemysl. Acta Soc. Bot. Pol. *9,* 162, 1932.
KULTIASSOV, M.: Etude de la végétation du rayon de Tchar-Daria. Bull. de l'Inst. de Pédologie et de Géobot. de l'Univ. de l'Asie Centrale *2,* 1926.—Ders.: Die vertikalen Vegetationszonen im westlichen Tian-Schan. Bull. Univ. Asie Centrale *14-15,* 1927.
KUOCH, R.: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *30,* 1954.
KÜRSTEINER, J.: Über den Bakteriengehalt von Erdproben der hochalpinen und nivalen Region. Jahrb. S.A.C. *63,* 1923.
KURTH, A., RHODY, B. et aliis: Die Anwendung des Luftbildes im schweizerischen Forstwesen. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *38,* 1, 1962.
KUSCHEL, G.: Zur Naturgeschichte der Insel San Ambrosio (Iislas Desventurades, Chile). 1. Reisebericht, geographische Verhältnisse und Pflanzenverbreitung. Ark. f. Bot. *4,* 12, Upsala 1962.
KYLIN, H.: Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Notiser 1926.
KYTÖNEN, V. und TUURA, N.: Über die Bedeuntung der Luftphotogrammetrie in unserer Waldwirtschaft. Silva Fennica *48,* 1938.

LAATSCH, W.: Dynamik der deutschen Acker- und Waldböden. 2. Aufl., Dresden und Leipzig 1944.—Ders.: Untersuchungen über die Bildung und Anreicherung von Humusstoffen. Ber. üb. Landtechnik *4,* 1948.
LAATSCH, W. und SCHLICHTING, E.: Bodentypus und Bodensystematik. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. *87,* 1959.
LAGARDE, J.: Conditions biologiques et répartition des Champignons dans le Massif de l'Aigoual. Bull. Soc. Mycol. France *24,* 4, 1908.
LAGATU, H. et SICARD, L.: Contribution à l'étude des terres salées du littoral méditerranéen. Ann. Minist. d'Agric. *40,* 1911.
LAKARI, O. J.: Die Schneeschadengebiete in Finnland und ihre Wälder. Meddel. fr. Forstvet. Försöksanst. 3, Helsinki 1920.

LAMBE, T. W.: Soil testing for engineers. New York 1951.
LÄMMERMAYR, L.: Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. d. Abad. Wien, mathem.-naturw. Kl. 1911-1915.—Ders.: Die Leitpflanzen des Magnesitbodens. Forschungen und Fortschr. *4*, Berlin 1939.
LAMPRECHT, H.: Tropenwälder und tropische Waldwirtschaft. Beih. schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *32*, 1961.—Ders.: Ensayo sobre unos métodos para el Análisis Estructural de los bosques tropicales. Acta Cientifica Venezolana *13*, 1962.
LANDOLT, E.: Ökologie und Systematik bei Blütenpflanzen. Ber. Geobot. Inst. der E. T. H. Stift. Rübel *32*, Festschr. E. Schmid (1960) 1961.
LANG, G.: Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Florengeschichte Südwestdeutschlands. Flora *139*, 1952.—Ders.: Die spät- und frühpostglaziale Vegetationsentwicklung im Umkreis der Alpen. Eiszeitalter und Gegenwart *12*, 1961.
LANG, R.: Verwitterung und Bodenbildung als Einführung in die Bodenkunde. Stuttgart 1920.
LANGE, O. L.: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora *140*, 1953.—Ders.: Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. I. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose. Flora *142*, 1955.—Ders.: Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora *147*, 1959.—Ders.: Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. Planta *56*, 1961.
LANGENDONCK, H. J. VAN: De Vegetatie en Oecologie der Schorrenplanten van Saaftingen. Bot. Jaarb. Dodonaea, Gent. *23*, 1932.
LANGLET, O.: Über den Zusammenhang zwischen Temperatur und Verbreitungsgrenzen von Pflanzen. Medd. fr. Stat. Skogsförsöksanst. *28*, 1935.
LANJOUW, J.: Studies in the vegetation of the Suriname Savannahs and Swamps. Med. Bot. Mus. en Herb. Rijksuniv. Utrecht 1936.
LAPRAZ, G.: Recherches phytosociologiques en Catalogne. Collectanea Bot. *6*, 1-2, 1962.
LAWRENKO, E. und DOCHMAN, G.: Die Vegetation der Starobielsker Steppen. Journ. bot. Acad. Sc. Ukraine *5-6*, 1933.
LAWRENKO, E. M. und KORCAGIN, A. A.: Polevaja geobotanika *1-2*, Moskva 1959/1960.
LE BLANC, F. FRÈRE: Ecologie et phytosociologie des épiphytes corticoles du sud du Quebec. Thèse Univ. Montréal 1960.
LEBRUN, J.: La Végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard. Bruxelles 1947.—Ders.: Sur une méthode de délimination des horizons et étages de végétation des montagnes du Congo oriental. Bull. Jard. Bot. de l'Etat Bruxelles *30*, 1, 1960.—Ders.: Etudes sur la flore et la végétation des champs de lave au nord du lac Kivu (Congo Belge). Expl. du Parc Nat. Albert *2*, Bruxelles 1960.—Ders.: Le concept de «synusie» en écologie végétale. Bull. Cl. sc. Acad. Roy. Belgique 5. Ser. *47*, 3, 1961.—Ders.: Quelques remarques sur la flore et la végétation du Canada (Ontario Méridional-Québec, région de Montréal). Vegetatio *10*, 1961.
LEBRUN, J., NOIRFALISE, A., HEINEMANN, P. et VAN DEN BERGHEN, C.: Les associations végétales de Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. *82*, 1949.
LECOQ, H.: Etude sur la Géographie botanique de l'Europe. I, 1854.—Ders.: Traité des plantes fourragères ou flore des prairies naturelles et artificielles de la France et de l'Europe centrale. Paris 1862.
LEEUW, W. C. DE: The Netherlands as an environment for plant life. VI. intern. Bot. Congress, Netherl. Bot. Soc. Leiden 1935.
LEHMANN, E. und LAKSHAMANA, R.: Über die Gültigkeit des Produktgesetzes bei der Lichtkeimung von *Lythrum salicaria*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *42*, 1924.
LEIBUNDGUT, H.: Waldbauliche Untersuchungen über den Aufbau von Plenterwäldern. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *24*, 1, 1945.—Ders.: Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten natürlichen Waldgesellschaften in der Schweiz. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. 1949.—Ders.: Die pflanzensoziologischen Grundlagen der Aufforstung im Gebirge. Allgem. Forstzeitschr. *65*, 11-12, 1954.—Ders.: Der Wald als Erholungsraum. Jahrb. des Ver. zum Schutze der Alpenpfl. u. Tiere. München *26*, 1961.
LEIBUNDGUT, H. und LAMPRECHT, H.: Zur waldbaulichen Behandlung der Nebenbaumarten. 3 Aufsätze aus der Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. 1951.
LEIBUNDGUT, H. und KREUTZER, K.: Untersuchungen über die Wurzelkonkurrenz. 1. Mitteilung über den Vorwald. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen *34*, 5, 1958.
LEICK, E.: Die Aufgaben der Biologischen Forschungsstation Hiddensee. Unser Pommerland, 4-5, 1933.
LEISCHNER-SISKA, E.: Zur Soziologie und Ökologie der höheren Pilze. Untersuchung der

Pilzvegetation in der Umgebung von Salzburg während des Maximalaspektes 1937. Beih. Bot. Centralbl. *59*, B, 1939.

LEMMÉE, G.: Recherches écologiques sur la végétation du Perche. Thèse, Paris 1937.—Ders.: Sur les variations saisonnières de la pression osmotique chez quelques Phanérogames atlantiques. C. R. Acad. Sc. *210*, 1940.—Ders.: Etude sur la végétation et les sols des forêts de Randan et de Montpensier (Allier et Puy-de-Dôme) avec une carte des associations végétales. Rev. Sc. Nat. Auvergne *9*, 1-2-3-4, 1943.—Ders.: La méthode de l'analyse pollinique et ses apports à la connaissance des temps quaternaires. Ann. biol. *24*, 2, 1948.—Ders.: Contribution à la connaissance phytosociologique des confins saharo-marocains. Vegetatio *4*, 1953/54.—Ders.: Phytosoziologie et Pedagogie. Rapp. 8° Congr. Internat. de Bot. Paris 1954.

LEMMÉE, G. et WEY, R.: Observations pédologiques sur les sols actuels du loess des environs de Strasbourg. Ann. Agronom. 1950.

LEMÉE, G., LOSSAINT, P., METTAUER, H. et WEISSBECKER, R.: Recherches préliminaires sur les caractères bio-chimiques de l'humus dans quelques groupements forestières de la Plaine d'Alsace. Angew. Pflanzensoz. *15*, Stolzenau/Weser 1958.

LÉONARD, A.: Contribution à l'étude de la colonisation des laves du volcan Nyamuragira par les végétaux. Vegetatio *8*, 4, 1959.

LEUENBERGER, R.: Beitrag zur Kenntnis der Humuskarbonatböden und Rendzinen im Schweizer Jura. Diss. E. T. H., Zürich 1950.

LEUTENEGGER, F.: Untersuchungen über die physikalischen Eigenschaften einiger Bodenprofile der Braunerdeserie des Schweizerischen Mittellandes, mit methodischem Beitrag zur physikalischen Bodenanalyse. Zürich 1950.

LEVITT, J.: The hardiness of plants. New York 1956.—Ders.: Frost, drought, and heat resistance. Protoplasmatologia *8-6*, 1958.

LEYERER, G. und STOCKER, O.: Über die Transpiration der Rutengewächse. Flora *151*, 1, 1961.

LIBBERT, W.: Die Vegetation des Fallsteingebietes. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen, 1930.

LIDFORSS, B.: Die wintergrüne Flora. Lund 1907.

LIETH, H.: Klimadiagramm-Weltatlas. 1. Lieferung. Jena 1960.

LINDEBERG, G.: Proc. 4th Intern. Congr. Microbiol. Copenhague, 401-403, 1947.

LINDQUIST, B.: Den skandinaviska Bokskogens biologi. Stockholm 1931.

LINKOLA, K.: Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. *45*, 1916.—Ders.: Über das Vorkommen von Samenkeimlingen bei Pollakanthen in den natürlichen Pflanzengesellschaften. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *11*, 3, 1930.—Ders.: Die Kartierung der Flora und Vegetation Finnlands. Sitzungsber. d. Finn. Akad. d. Wiss. (1938), Helsinki 1941.

LINKOLA, K. und TIIRIKKA, A.: Über Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 6, 6, Helsinki 1936.

LINSBAUER, L.: Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *114*, 1, 1905.

LIPPMAA, T.: Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis *3*, 4, 1933. Ders.: Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum*-U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis *6*, 2, 1938.

LISTOWSKI, A.: Über den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Keimung der Sporen und Entwicklung der Protonemen einiger Moose. Bull. Acad. Poln. Sc. et Lettres 1928.

LITARDIÈRE, R. DE: Observations caryosystématiques sur le *Festuca paniculata* (L.) Schinz et Thell. Portugaliae Acta Biol., 1949.—Ders.: Nombres chromosomiques de diverses Graminées. Bol. Soc. Brot. *24*, 1950.

LITARDIÈRE, R. DE et MALCUIT, G.: Contributions à l'étude phytosociologique de la Corse. Le Massif du Renoso, Paris 1926.

LIVINGSTON, B. E.: Atmometry and the porous cup atmometer. Plant World *18*, 1915.

LIVINGSTON, B. E. and FREE, E. E.: The efect of deficient soil oxygen on the roots of higher plants. John Hopkins Univ. *3*, 1917.

LIVINGSTON, B. E. and THONE, F.: A simplified non-absorbing mounting for porous porcelain atmometers. Science *52*, 1920.

LOHAMMAR, G.: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. Symbolae bot. upsal. *3*, 1, Upsala 1938.

LÖHNIS, M. P.: Effect of magnesium and calcium supply on the uptake of manganese by various crop plants. Plant and Soil *12*, 1960.

LOSSAINT, P.: Influence de la végétation forestière et de la mise en culture sur l'évolution des sols sableux aux environs de Strasbourg. Ann. Agron. *6*, 1951.—Ders.: Résultats expérimentaux sur le rôle des litières forestières dans la solubilisation du fer d'un sol. Cong. Intern. de la Sc. du Sol, Paris 1956.

LOUIS, J. et LEBRUN, J.: Premier aperçu sur les groupements végétaux en Belgique. Bull. Inst. Agron. et Stat. de Rech. de Gembloux *11*, 1-4, 1942.

LÜDI, W.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. z. geobot. Landesaufn. der Schweiz *9*, 1921.—Ders.: Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie. Bibliotheca botanica *96*, Stuttgart 1928.—Ders.: Sukzession der Pflanzengesellschaften und Bodenreifung in der alpinen Stufe der Schweizer Alpen. Fedd. Repert. Beih. *56*, 1929.—Ders.: Die Bethoden der Sukzesionsforschung in der Pflanzensoziologie. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11*, 5, 1930.—Ders.: Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Vegetation und Boden im östlichen Aarmassiv. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel 1934.—Ders.: Die Pollensedimentation im Davoser Hochtale. Ebenda 1937.—Ders.: Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *46*, Festband Rübel 1936.—Ders.: Die Pflanzengesellschaften der Schinigenplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *23*, 1948.—Ders.: Experimental investigations into the Sub-Alpine Nardetum. Proceed. sev. Int. Bot. Congr. Stockholm 1950.—Ders.: Botanische Streifzüge durch die Rocky Mountains Nordamerikas. Ber. Geobot. Inst. der E. T. H Stift. Rübel *32*, Festschr. E. Schmid (1960) 1961.

LÜDI, W. und LUZZATTO, G.: Vergleichende Untersuchungen zweier Methoden zur physikalischen Bodenanalyse. Ber. geobot. Forschungsinst. Rübel 1935.

LÜDI, W. und VARESCHI, V.: Die Verbreitung, das Blühen und der Pollenniederschlag der Heufieberpflanzen im Hochtale von Davos. Ebenda 1936.

LÜDI, W. und ZOLLER, H.: Einige Beobachtungen über die Dürreschäden des Sommers 1947 in der Nordschweiz und am schweizerischen Jurarand. Ebenda 1949.

LUNDEGÅRDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 5. Aufl. Jena 1957.

LUQUET, A.: La végétation des Monts Dores d'Auvergne. Thèse Paris 1926.

LUTHER, H.: Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. Acta Bot. Fenn. *44*, 1949.—Ders.: Über Krustenbewuchs an Steinen fliessender Gewässer, speziell in Südfinnland. Acta Bot. Fenn *55*, 1954.—Ders.: Veränderungen in der Gefässpflanzenflora der Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Bot. Fenn. *62*, 1961.

LUTTIG, G. und REIN, U.: Das Cromer- (Günz/Mindel-) Interglazial von Bilshausen (Unter-Eichsfeld). Geol. Jahrb. *70*, 1954.

LUTZ, H. J.: Effect of cattle grazing on vegetation of a virgin forest in Northwestern Pennsylvania. Journ. Agricult. Res. *41*, 7, 1930.—Ders.: Notes on plant indicators of mull forest soil in Northwestern, Pennsylvania. Proceed. of the Pennsylv. Acad. of Science *6*, 1932.

LUTZ, J. F.: Mechanical impedance and plant growth. In: SHAW 1952, S. 43-71.

LUTZ, J. L.: Häufigkeitskurven mittlerer Wasserzahlen von Hack- und Halmfruchtgesellschaften als Standortsindikator. Vegetatio *5-6*, 1954.

LYSSENKO, S. V.: Studies on the lower plants in the semideserts of the Western Cis- Caspian Area as related to the pedologo-geobotanical investigations. Bot. Journ. U.S.S.R. *48*, 11, 1963.

MADGWICK, H. A. J. and OVINGTON, J. D.: The chemical composition of precipitation in adjacent forest and open plots. Forestry *32*, 1, 1959.

MÄDLER, K.: Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abh. Senck. Ges. *446*, 1939.

MAGDEBURG, P.: Organogene Kalkkonkretionen in Höhlen. Beiträge zur Biologie der in Höhlen vorkommenden Algen. Sitzungsb. d. Naturf. Ges. Leipzig *56, 59*, 1932.

MAHEU, J.: Contribution à l'étude de la flore souterraine de France. Thèse, Paris 1906.

MAIRE, R.: Etudes sur la végétation et la flore du grand Atlas et du moyen Atlas Marocains. Mém. soc. sc. nat. Maroc *7*, 1924.—Ders.: Etudes sur la Flore et la Végétation du Sahara Central. Alger 1940.

MAJOR, J.: A functional, factorial approach to plant ecology. Ecol. *32*, 1951.—Ders.: Traducción de V. M. PONYATOVSKAYA, On two trends in Phytocoenology (con suplementos). Vegetatio *10*, 5-6, 1961.

MAJOR, J., MCKELL, C. M. and BERRY, L. J.: Improvement of Medusahead infested rangeland. Div. of Agric. Sc. Univ. of California 1960.

MALATO BELIZ, J. e ABREU, J. P.: Ensaio fitosociológico numa pastagem espontanea da Leziria do Rio Guadiana. Melhoramento *4*, Comm. S.I.G.M.A. *111*, 1951.

MARBUT, C. F.: Ascheme for soil classification. I. Intern. Congr. Soil. Sc. *4*, 1928.

MARGALEF, R.: Los métodos para la investigación de las comunidades acuáticas adnatas y especialmente las formadas por organismos microscópicos (perifiton, pecton). Collectanea Bot. *1*, 3, 1947.—Ders.: Limnosociología. Monografías de ciencia moderna *10*, 1947. Ders.: Las asociaciones de algas en las aguas dulces de pequeño volumen del NE de España. Vegetatio *1*, 4-5, 1948.—Ders.: Una aplicación de las series logarítmicas a la fitosociología. Inst. Biol. Apl. *6*, 1949.—Ders. Regiones limnológicas de Cataluña y ensayo de sistematización de las asociaciones de algas. Coll. Bot. *3*, 1, 1951.—Ders.: Diversidad de especies en las comunidades naturales. Publ. Inst. Biol. Apl. *9*, 1951.—Ders.: Materiales para la hidrobiología de la isla de Ibiza. Publ. Inst. Biol. Apl. *8*, 1951.—Ders.: Materiales para la hidrobiologia de la isla de Menorca. Publ. Inst. Biol. Apl. *11*, 1952.—Ders.: Materiales para hidrobiología de la isla de Mallorca. Publ. Ins. Biol. Apl. *15*, 1953.—Ders.: Comunidades bióticas de las aguas dulces del noroeste de España. Publ. Inst. Biol. Apl. *21*, 1955.—Ders.: La diversidad de especies en las poblaciones mixtas naturales y en el estudio del dinamismo de las mismas. Barcelona 1956. Ders.: Modalités de l'évolution en rapport avec la simplification des biocénoses insulaires. Le Peuplement des iles méditerranéennes et le problème de l'insularité. C.N.R.S. Paris 1961.

MARSHALL, E.: The colloid chemistry of the silicate minerals. New York 1949.

MARSHALL, K. C. and ALEXANDER, M.: Competition between soil bacteria and Fusarium. Plant and Soil *12*, 1960.

MARTIN, H. A.: Sclerophyll communities in the Inglewood District, Mount Lofty Ranges, South Australia. Their distribution in relation to microenvironment. Trans. Roy. Soc. S. Aust. *85*, 1961.

MARTINET, G.: Methodes d'analyse botanique des prairies. Mém. 5e Congrès intern. d'Agric. Lausanne 1898.

MARTONNE, E. DE: Traité de géographie physique. 4. éd. *3* (Biogéographie avec la collaboration de CHEVALIER, A. et GUÉNOT, L.). Paris 1925.

MATHON, C. C. et STROUN, M.: Tentative d'analyse de la flore de France sur la base de la vernalisation et du photopériodisme. Cah. Natur., Bull. Nat. Par., n. s. *16*, 1960.

MATTICK, F.: Bodenreaktion und Flechtenverbreitung. Beih. Bot. Centralbl. *49*, 1932.

MATUSZKIEWICZ, W.: Zur Systematik der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlandes. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

MAURER, J.: Bodentemperatur und Sonnenstrahlung in den Schweizer Alpen. Meteorolog. Zeitschr. *5*, 1916.

MAXIMOFF, N. A. und LEBENDINCEV, F.: Über den Einfluss von Beleuchtungsverhältnissen auf die Entwicklung des Wurzelsystems. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *41*, 1923.

MAYER, H.: Waldbauliche Aspekte der Entstehung des nordalpinen Tannen-Buchen-Waldes (*Abieti-Fagetum*). Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *7*, 1961.

MCCALLA, T. M.: Soil temperature and growth of microorganisms. In SHAW 1952, S. 447-462, 479-480.

MCCREA, R. H.: Flowering in the North of England in 1922 and 1923. New Phytologist *23*, 1924.

MCDOUGALL, E.: Moisture belts of North America. Ecology *6*, 1925.

MEDWECKA-KORNAS, A.: Biologie de la dissémination des associations végétales des rochers du Jura Cracovien. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, B, 1950.—Dies.: Some problems of forest climaxes in Poland. Silva Fennica *105*, 1960.—Dies.: Some floristically and sociologically corresponding forest associations in the Montreal Region of Canada and in Central Europe. Bull. Acad. Pol. Sc. et Lettres *9*, 6, 1961.

MEEL, L. I. J. VAN: Aperçu sur la végétation algologique du district Poldérien de la vallée du Bas-Escaut belge. Acad. Roy. Belg. *23*, 9, 1949.

MEIER, H.: L'écologie des plantes rupestres (Chasmophytes) du Languedoc pendant la période de grande sécheresse d'été. Comm. S.I.G.M.A. *29*, 1934.

MEIJER, W.: Plantsociological analysis of montane rainforest near Tjibodas, West Java. Acta Bot. Neerl. *8*, 1959.

MEIJER, W., DE WIT, R. J. und MITARBEITER: Kortenhoef. Een veldbiologische studie van een Hollands verlandingsgebied. Amsterdam 1955.

MEIJER DREES, E.: «Combined Taxation» and «presence» in analysing and comparing association tables. Vegetatio *2*, 1, 1950.—Ders.: A tentative design for rules of phytosociological nomenclature. Vegetatio *4*, 1953/54.—Ders.: The minimum area in tropical rain

forest with special référence to some types in Bangka (Indonesia). Vegetatio 5-6, 1954-1956.

MEIKLEJOHN, J.: The nitrifying bacteria. Journ. of Soil Sci. *4*, 1953.

MEINHARD, M.: Die Bildung von Indol-Wuchsstoffen durch Mykorrhizapilze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *75*, Sondern. 1962.

MEISCHKE, D.: Über den Einfluss der Strahlung auf Licht- und Dunkelkeimer. Jahrb. f. Bot. *83*, 1936.

MEISEL, K.: Vergleich zwischen Boden- und Vegetationskarte. Angew. Pflanzensoziologie *15*, Stolzenau/Weser 1958.—Ders.: Die Artenverbindungen der Winterfrucht-Unkrautgesellschaften des rheinisch-westfälischen Berglandes. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

MEISEL-JAHN, S. und PIRK, W.: Über dar soziologische Verhalten von Pilzen in Fichten-Forstgesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.

MELCHERS, G.: Mechanismus der Vernalisation. In: Comptes Rend. d. Séances et Rapp. et Comm. Sect. 11 et 12, 8ème Congrès Intern. de Bot. Paris 1954 (1957).

MELIN, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. Svensk. Bot. Tidskr. *17*, 4, 1923.—Ders.: Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea abies* (L.) KARST. Kassel 1923.—Ders.: Untersuchungen über den Einfluss der Wasserstoffionenkonzentration auf die Virulenz der Wurzelpilze von Kiefer und Fichte. Ebenda 1924.—Ders.: Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza II. Zur weiteren Kenntnis der Pilzsymbioten. Svensk Bot. Tidskr. *19* (1), 1925.—Ders.: Activities of microorganisms in the humus layer of some forest types, as measured by CO_2 evolution. Skogshögskolans Festskr. 1928.—Ders.: Biological decomposition of some types of litter from north american forests. Ecology *11*, 1, 1930.—Ders.: Activities of some Fungi in the different horizons of forest Duff, as measured by CO_2-Evolution. Svenska Skogsvardsfören. Tidskr. 1934.—Ders.: Methoden der experimentellen Untersuchung mykotroper Pflanzen. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. *11*, 4, 1936.

MELIN, E. und ODÉN, S.: Kolorimetrische Untersuchungen über Humus und Humifizierung. Svering. Geol. Undersök. Arsb. *10*, 4, 1917.

MELIN, E. und LINDBERG, G.: Über den Einfluss von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenpilze. Bot. Not. *241*, 1929.

MELTZER, J. en WESTHOFF, V.: Inleiding tot de plantensociologie. s'Graveland 1942.

MENGEL, K.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Jena 1961.

MERRIAM, C. H.: Life Zones and Crop Zones of the United States. U. S. Dep. of Agric. Bull. *10*, 1898.

MESSIKOMMER, E.: Biologische Studien im Torfmoor von Robenhausen unter besonderer Berücksichtigung der Algenvegetation. Diss. Univ. Zürich 1927.—Ders.: Beitrag zur Kenntnis der Algenflora und Algenvegetation des Hochgebirges um Davos. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *24*, 1942.

MEUSEL, H.: Vergleichende Arealkunde *1-2*. Berlin-Zehlendorf 1943.—Ders.: Wuchsform, Vorkomen und Verbreitung der annuellen *Asteriscus*-Arten. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. *34*, 1, Berlin 1957.—Ders.: Arealformen und Florenelemente als Grundlagen einer vergleichenden Phytochorologie. Forschung u. Fortschr. *33*, 6, 1959.—Ders.: Verbreitungskarten mitteldeutscher Leitpflanzen. Wiss. Zeitschr. Univ. Halle, Math.-Nat. *3*, *5*, *9*, 1953-1960.

MEVIUS, W.: Beiträge zur Physiologie «kalkfeindlicher Gewächse». Jahrb. f. wiss. Bot. *60*, 1921.

MEYER, A.: Über einige Zusammenhänge zwischen Klima und Boden in Europa. Chemie d. Erde *2*, 1926.

MEYER, C. J.: Les Algues des terrains marécageux de la vallée de la rivière Jakhroma. Trav. Jard. Bot. Univ. de Moscou *1*, 1937.

MEYER, P.: Das *Mastigobryeto-Piceetum abietetosum* im Schweizerischen Mittelland und seine forstlich-waldbauliche Bedeutung. Vegetatio *1*, 1949.

MEYLAN, O.: Les Cévennes et le Massif Central. Contribution à l'étude avifaunistique d'une région montagneuse. Arch. Suisse d'Ornith. Berne 1934.

MICHAEL, G. und MARSCHNER, H.: Untersuchungen über die Phosphatabscheidung aus Pflanzenwurzeln mit Hilfe von p^{32}. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. *80*, 1, 1958.

MICHAELIS, P.: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. Das Klima und die Temperaturverhältnisse der Vegetationsorgane im Hochwinter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1932.—Ders.: Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes. Johrb. f. wissensch. Bot. *80*, 2, 1934.

MIKKELSEN, V. M.: Ecological studies of the salt marsh vegetation in Isefjord. Dansk Bot. Arkiv *13*, 2, 1949.

MILLER, J. E.: Light in some plant associations. Ecology *19*, 3, 1938.

MILNER, H. W., HIESEY, W. M. and NOBS, M. A.: Experimental taxonomy. Carnegie Inst. of Washington Year Book *57*, 1958.

MILOSEVIC, R.: Microbiological analysis of soil and sand at different levels deposited at Novi Beograd. Rec. de trav. Inst. Biolog. Beograd *4*, 5, 1960.

MIYAWAKI, A.: Pflanzensoziologische Untersuchungen über Reisfeldvegetation auf den japanischen Inseln mit vergleichender Betrachtung Mitteleuropas. Vegetatio *9*, 6, 1960.

MOLHOLM-HANSEN, H.: Life forms as age indicators. Ringkjobing 1956.

MOLINIER, R.: Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. Ann. du Musée d'Hist. Nat. de Marseille *27*, 1, 1934, Comm. S.I.G.M.A. 35a 1935.—Ders.: Les associations végétales du Massif de la Sainte-Baume (Provence occidentale). Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse *73*, Comm. S.I.G.M.A. *68*, 1939.—Ders.: La cartographie phytosociologique au service de la prospection agronomique. 70e Congrès de l'A.F.A.S. Tunis 1951.—Ders.: Les climax côtiers de la Méditeranée occidentale. Vegetatio *4*, 1953-54.—Ders.: L'intérêt pédagogique de la carte des groupements végétaux ($^1/_{20000}$). C.N.R.S. 1957.—Ders.: Cartes des associations végétales terrestres et des biocénoses marines dans le sud-est de la France. Méthodes de la Cartographie de la végétation Toulouse 16-21 Mai 1960. C.N.R.S. 1961.

MOLINIER, R. et MÜLLER, P.: La dissémination des espèces végétales. Rev. gén. Bot. *50*, Comm. S.I.G.M.A. *60*, 1938.

MOLINIER, RENÉ et MOLINIER, ROGER: Quelques effets du froid de février 1956 sur la végétation dans les environs de Marseille. Bull. Soc. Linn. Provence *21*, 1956.—Dies.: Associations végétales et biocénoses. Lab. Biol. Végét. Fac. d. Sc. Marseille 1959.

MOLINIER, ROGER: Etude des Biocénoses marines du Cap Corse (France). Vegetatio *9*, 1960.

MOLINIER, ROGER et PICARD, J.: Cartographie des peuplements marins méditerranéens (Flore-Faune sessile ou à faible mobilité). Communic. Assemblée plénière Conseil Internat. pour l'exploration de la mer. Copenhague 1953.

MOLISCH, H.: Die Eisenbakterien. Jena 1910.

MÖLLER, C. M., MÜLLER, B. und NIELSEN, J.: Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64, 1954.

MONTASIR, A. H.: Egyptian soil structure in relation to plants. Bull. of the Fac. of Sc. *15*, Cairo 1938.

MONTFORT, C.: Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Bot. *14*, 1922.

MONTFORT, C. und BRANDRUP, W.: Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. Jahrb. f. wissensch. Bot. *66*, 5, 1927.

MOOR, M.: Zur Soziologie der *Isoetetalia*. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *20*, Bern 1936.—Ders: Zur Systematik der Fagetalia. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *48*; Comm. S.I.G.M.A. *63*, 1938.—Ders.: Die *Fagion*-Gesellschaften im Schweizer Jura. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *31*, 1952.—Ders.: Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. Mitt. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. *34*, 4, 1958.—Ders.: Waldgesellschaften und ihre zugehörigen Mantelgebüsche am Mückenberg südlich von Aesch (Basel). Bauhinia *1*, 3, 1960.—Ders.: Zur Systematik der *Fagetalia*. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *8*, 1960.—Ders.: Pflanzengesellschaften als geologische Zeiger im Jura. Regio Basiliensis *4*, 1963.

MOOR, M. und SCHWARZ, U.: Die kartographische Darstellung der Vegetation des Creux-du-Van-Gebietes (Jura des Kantons Neuenburg). Beitr. z. Geobot. Landesaufn. d. Schweiz 37, 1957.

MOREL, A.: Influence de l'épidémie de myxomatose sur la flore française. La Terre et la Vie *103*, 1956.

MÖRIKOFER, W.: Meteorologische Strahlungsmessmethoden. Handb. der biolog. Arbeitsmeth. 3, 2, 1939.—Ders.: Meteorologische Strahlungs-Messmethoden für biologische und ökologische Untersuchungen. Ber. geob. Forschungsinst. Rübel (1939), 1940.—Grundzüge der Bioklimatologie. Mitt. Naturf. Ges. Bern N. F. *17*, 1959.

MÖRIKOFER, W. und PERL, G.: Über die Abhängigkeit der Schneeverhältnisse von der Meereshöhe in Graubünden. Verh. d. schweiz. Nat. Ges. 1944.

MORTON, F.: Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschr. d. naturwiss. Forsch. *12*, 3, 1927.

MÖRZER BRUIJNS, M. F.: On biotic communities. Comm. S.I.G.M.A. *96*. Deventer 1947.

MOSCA, A. M. L.: Investigaciones sobre la microflora de terrenos españoles. Ann. Inst.

Bot. A. J. Cavanilles *18,* 1960.—Dies.: Sobre la microflora del tereno de un bosque de *Pinus nigra* Arnold var. *laricio* Poir. Ann. Inst. Bot. A. J. Cavanilles *18,* 1960.

MOSER, M.: Über das Massenauftreten von Formen der Gattung *Morchella* auf Waldbrandflächen. Sydowia 3, 1949.

MOTYKA, J.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. II. Die epilithischen Assoziationen der nitrophilen Flechten im polnischen Teile der Westtatra. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres B. 1924.—Ders.: VI. Studien über epilithische Flechtengesellschaften. Ebenda 1926.

MOURAVIEFF, J.: Spectre osmotique du tapis végétal des pelouses sèches de la région de Grasse (Alpes Maritimes). Ann. Univ. de Lyon, Sect. C. *10,* 1958.—Ders.: Tension de succion et déficit de saturation hydrique du système radiculaire des plantes peuplant les pelouses sèches de la région de Grasse (Alpes-Marit.). Bull. Soc. bot. Fr. *108,* 1961.

MOYSE, A.: Encyclopédie Francaise Tome IV. Chapitre 2: Sources d'énergie et de matière pour les végétaux. Paris 1960.

MÜCKENHAUSEN, E.: Entstehung, Eigenschaften und Systematik der Böden der Bundesrepublik Deutschland. Frankfurt 1962.

MULLENDERS, W.: Contribution à l'étude des groupements végétaux de la contrée de Goma-Kisenyi (Kivu-) Ruanda. Vegetatio *4,* 2, 1953-54.

MÜLLER, D.: Boysen Jensen und die Stoffproduktion. In LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

MÜLLER, M.: Auewaldböden des schweizerischen Mittellandes. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. *34,* 1958.

MÜLLER, P.: Verbreitungsbiologie der Garrigueflora. Beih. Bot. Centralbl. *50,* Abt. 2. Comm. S.I.G.M.A. *21,* 1933.—Ders.: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *30,* 1955.

MÜLLER, TH.: Die Saumgesellschaften der Klasse *Trifolio-Geranietea sanguinei.* Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9,* 1962.

MUSAYEV, I. F.: On the northern distribution limits of the characteristic components of the Turanskaya desert flora. Bot. Journ. U.S.S.R. *48,* 2, 1963.

NADIG, A.: Hydrobiologische Untersuchungen in Quellen des schweizerischen Nationalparkes im Engadin. Diss. Aarau 1942.

NAKANISHI, S.: Phytosociological studies on the epiphytic plant community (I). On the epiphytic plant community *Abies firma* forest (Iwao National Forest, Hyogo Pref.). Bull. Fac. Educ., Kobe Univ. *21,* 1959.—Ders.: The epiphytic communities of beech forest in Japan. Bull. Fac. Educ. Kobe *27,* 1962.

NASYROV, J. S.: Photosynthesis in the dominant species of the Stunted-Herbage semisavannahs. Bot. Journ. U.S.S.R. *47,* 4, 1962.

NATERMANN, E.: Zeitbestimmung einer Flussverlegung auf Grund der Auelehmbildung. Abh. Naturw. Ver. Bremen *31,* 1939.

NAVALKAR, B. S. and BHARUCHA, F. R.: Studies in the ecology of Mangroves. Journ. Univ. Bombay *18,* 3, 1949.

NEMEC, A.: Untersuchungen über die Humifizierung von Waldhumus. Zeitschr. f. Forst- und Jagdw. 7-8, 1928.

NEMEC, A. und KVAPIL, K.: Studien über einige physikalische Eigenschaften der Waldböden un ihre Beziehungen zur Bodenazidität. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen *9,* 1925.—Dies.: Studien über einige chemische Eigenschaften der Profile von Waldböden. Ebenda *8, 9,* 1926.—Dies.: Über den Einfluss verschiedener Waldbestände auf den Gehalt und die Bildung von Nitraten in Waldböden. Ebenda *6, 7,* 1927.

NESPIAK, A.: Studia nad udzialem przybów kapeluszowych w zespolach lesnych na terenie Bialowieskego Parku Narodowego. The investigations on the character of the correlations between the higher fungi and wood associations in the National Park of Bialowieza. Monographiae Botanicae *8,* 1959.—Ders.: Observations sur les champignons à chapeau dans les associations forestières en Pologne. Vegetatio *11,* 1-2, 1962.

NETOLITZKY, F.: Unser Wissen von den alten Kulturpflanzen Mitteleuropas. Ber. d. Röm.-Germ. Kommiss. *20,* 1931.

NEVOLE, J.: Flora der Serpentinberge in Steiermark. Acta Soc. Sc. Nat. Moravicae *3,* 1926.

NICHOLS, G. E.: The influence of exposure to winter temperature upon seed germination in various native american plants. Journ. of. Ecol. *15,* 4, 1934.

NIGGLI, P.: Die chemische Gesteinsverwitterung in der Schweiz. Schweiz. mineralog. u. petrograph. Mitt. *10,* 1926.—Ders.: Der Artbegriff in der Mineralogie. «Dialectica»

Inter. Zeitschr. f. Philosophie d. Erkenntnis *1,* 3, Neuchâtel 1947.—Ders.: Tabellen zur Petrographie und zum Gesteinsbestimmen. Min. Petr. Inst. E. T. H., Zürich 1949.

NIKLFELD, H.: Über die Pflanzengesellschaften der Fels- und Mauerspalten Südfrankreichs. Sitzungsb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1, *171,* 8-10. Comm. S.I.G.M.A, *162,* 1962.

NITZSCH, W.: Zustand und Veränderung der Struktur des Ackerbodens. Wiss. Veröff. a. d. Siemens-Konzern *4,* 2, Berlin 1925.

NOIRFALISE, A.: Sur l'interception de la pluie par le couvert dans quelques forêts belges. Bull. Soc. Roy. Forest. Belgique Okt. 1959.—Ders.: Influence de quelques types de forêts sur le bilan des eaux d'infiltration. La Technique de l'Eau, Juin 1962.

NOMOKONOV, L. J.: Die Alluvionswiesen (in der Steppen- und Waldzone am Jenissei). Moskau 1959 (en ruso).

NORDHAGEN, R.: Om homogenitet, konstans og minimiareal. Bidrag til den plantensociologiske diskussion. Mag. for Naturvidensk. *61,* 1923.—Ders.: Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. Skr. Norsk. Vidensk. Akad. math.-nat. Kl. *1,* Oslo 1927-28.—Ders.: Versuch einer neuen Einteilung der subalpin-alpinen Vegetation Norwegens. Bergens Museums Arb. *7,* 1936.—Ders.: Sikilsdalen og Norges Fjellbeiter, en plantesosiologisk-monografi. Bergens Museums Skr. *22,* Bergen 1943.—Ders.: Vegetation units in the mountain areas of Scandinavia; in: Aktuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *29,* 1954.

NOVÁK, F.: Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. Preslia *6,* 1928.

NOVÁK, V. and SIMEK, J.: Phenological observations in Moravia and Silesia in the years 1923 and 1924. Prague 1926.

NÜESCH, B.: Untersuchungen über physikalische Bodeneigenschaften und die Beziehungen zwischen Wassergehalt und Pflanzenwuchs. Schweiz. Landw. Monatsh. *32,* 7, 1954.

NUMATA, M. and ASANO, S.: Some considerations concerning the biological types of plants. I. Bot. Mag. Tokyo *69,* 813, 1956.—Dies.: Ambiguous types of life-forms (some considerations concerning the biological types of plants II). Bot. Mag. Tokyo *69,* 820-821, 1956.—Dies.: Variation in the depth of the underground part of Geophytes. Some considerations concerning the biological types of plants. III. Bot. Mag. Tokyo *72,* 857-861, 1959.

OBERDORFER, E.: Lichtverhältnisse und Algenbesiedlung im Bodensee. Diss. Jena 1928.—Ders.: Ein neuer Apparat zur Lichtmessung unter Wasser. Archiv. f. Hydrobiol. *20,* 1928.—Ders.: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und angrenzende Gebiete. Stuttgart 1949, 1962.—Ders.: Über Unkrautgesellschaften der Balkanhalbinsel. Vegetatio *4,* 6, 1954.—Ders.: Pflanzensoziologische Studien in Chile. Flora et Vegetatio Mundi *2,* 1960. (Siehe auch Nachtrag.)

OCHSNER, F.: Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrb. d. St. Gall. naturw. Ges. 1927-28.—Ders.: Verdunstungsmessungen an Epiphyten-Standorten. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel 1933.—Ders.: Etude sur quelques associations épiphytes du Languedoc. Comm. S.I.G.M.A. *34,* Rev. Bryol. et Lichenol. *7,* 1-2, 1934.

OLIVER, F. W.: *Spartina Townsendii;* its mode of establishment, economic uses and taxonomic status. Journ. of Ecol. *13,* 1925.

OLSEN, C.: Studier over Jordbundens Brintionkoncentration og dens Betydning for Vegetationen, saerlig for Plantefordelingen i Naturen. Meddel. Carlsberg Laborat. 1921.—Ders.: The Ecology of *Urtica dioica.* Journ. of Ecol. *9,* 1921.

ONNO, M.: Versuch über den Einfluss der Laubstreu auf Boden und Vegetation. Centralbl. für das ges. Forstw. *78,* 2, 1961.

OOSTING, H. J.: Plant ecology and natural areas. Repr. William L. Hutcheson Mem. Forest. Bull. *1,* 1957.

OPPENHEIMER, H. R.: Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *50,* 1932.—Ders.: Etudes sur le développement des racines de quelques plantes méditerranéennes. Bull. Silva Mediterranea. 10, 1955. Firenze 1956.

ORIN RAY, C.: Interceptions of rainfall by prairie grasses, weeds, and certain crop plants. Ecol. Monogr. *10,* 1940.

ORMOND, W. J.: Ecologie das restingas do sudeste do Brasil. Comunidades vegetais das praias arenosas I. Arquiv. Mus. Nac. *50,* 1960.

ORTH, R.: Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken. Jahrb. Bot. *84,* 1937.

OSBORN, T. G. B.: Notes on the vegetation of Flinders Island. Trans. Roy. Soc. South Australia 1925.

Osvald, H.: Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svenska Växtsociolog. Sällsk. Handl. *1*, Upsala 1923.—Ders.: Notes on the vegetation of British and Irish mosses. Acta phytogeogr. suecica *26*, 1949.

Ottestad, P.: A contribution to the study of some statistical problems in plantsociology. Nyt Mag. f. Nat. *74*, Oslo 1933.

Ovington, J. D.: The productivity of some British woodlands. Recent Advances in Botany. Toronto 1961.

Ovington, J. D. and Madgwick, H. A. I.: The growth and composition of natural stands of Birch. Plant and Soil *10*, 3 and 4, 1959.

Oye, P. van: Planctonspectra. Eine quantitative Plankton-Beurteilungsmethode. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. *35*, 1937.

Pallmann, H.: Die Bestimmung einiger wichtiger Bodenfaktoren bei pflanzengeographischen Untersuchungen. Naturw. Monatshefte 1927.—Ders.: Zusammenhang zwischen der aktuellen Azidität, dem Gesamthumus und dem Gehalt an dispergierbarem Humus. Comm. S.I.G.M.A. *9*, 1931.—Ders.: Der Boden, seine Entstehung und seine Eigenschaften. Schweizer Bauer 1932.—Ders.: Die Bodentypen der Schweiz. Mitt. a. d. Gebiete der Lebensmittelunters. u. Hyg. *24*, 1, 2, Bern 1933.—Ders.: Über Bodenbildung und Bodenserien in der Schweiz. Ernährung der Pflanze *30*, 13, 14, 1934.—Ders.: Neuere Methoden zur Bestimmung der organischen Substanz im Boden. Verhandl. der internat. Bodenkundl. Ges. B, 1938.—Ders.: Grundzüge der Bodenbildung. Schweiz. Landw. Monatsh. *6*, *7*, 1942.—Ders.: Die Entwicklung der Bodenkunde in Zürich. Festschr. z. 200-Jahr-Feier d. Naturforsch. Ges. in Zürich 1746 bis 1946, 1946.—Ders.: Pédologie et Phytosociologie. Conférence donnée au Congrès international de Pédologie de Montpellier (3 mai 1947). C. R. Congrès de Pédologie. Nancy 1948.—Ders.: Bodenkunden und Pflanzensoziologie. Kultur und Staatswissenschaftliche Schriften der E. T. H. *60*, 1948.

Pallmann, H. und Frei, E.: Beitrag zur Kenntnis der Lokalklimate einiger kennzeichnender Waldgesellschaften des Schweizerischen Nationalparks 1. Ergebnisse d. wissenschaftl. Unters. d. Schweizer. Nationalparks *10*, 1943.

Pallmann, H. und Zobrist, L.: Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes in Böden. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *41*, 1, 1932.

Pallmann, H. und Haffter, P.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin. Ebenda *42*, 2, Comm. S. I. G. M. A. *26*, 1934.

Pallmann, H., Hasler, A. und Schmuziger, A.: Beitrag zur Kenntnis der alpinen Eisen- und Humuspodsole. Bodenkunde u. Pflanzenernährung *9*, 10, 1938.

Pallmann, H., Eichenberger, E. und Hasler, A.: Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *50*, 1940.

Pallmann, H., Richard, F. und Bach, R.: Über die Zusammenarbeit von Bodenkunde und Pflanzensoziologie. 10. Congr. d. Intern. Verb. forstl. Versuchsanst. 1949.

Palmgren, A.: Studier öfver Löfängsområdena på Aland III. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. *42*, 1917.—Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. *49*, 1921.—Ders.: Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Acta Forest. Fenn. *22*, 1922.—Ders.: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. Fennia *46*, 2, 1925.

Palmgren, P.: Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. Acta Zool. Fenn. *6*, 1928.

Papy, H. R.: Tahiti et les iles voisines. La végétation des iles de la Société et de Makatéa (Océanie française). Géogr. forest. du Monde *5*, 3, Toulouse 1951-1955.

Park, D.: Antagonism—the background to soil fungi. The Ecol. of Soil Fungi, Liverpool 1961.

Park, K. J. F., Rawes, M. and Allen, S. E.: Grassland studies on the Moor House National Nature Reserve. Journ. of Ecol. *50*, 1, 1962.

Pastori-Birti, M.: Ricerche sulla traspirazione e sul ritmo del movimento degli stomi. In: Ricerche sull'ecologia e sul popolamento delle dune del litorale di Venezia. Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venezia *12*, 1959.

Patten, H. E.: Heat transference in soils. U. S. Dept. Agric. Bur. Soils Bull. *59*, 1909. Zit. nach Baver.

Patton, R. T.: The factors controlling the distribution of trees in Victoria. Proc. Roy. Soc. Victoria 1930.

Paul, H.: Die Kalkfeindlichkeit der *Sphagna* und ihre Ursache. Mitt. d. kgl. bayr. Moorkulturanstalt *63*, 1908.

PAUL, H. und LUTZ, J.: Zur soziologisch-ökologischen Charakterisierung von Zwischenmooren. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft München *25*, 1941.

PAULSEN, O.: Studies on the vegetation of the Transcaspian Lowlands. The second Danish Pamir Exp. 1912.

PAVILLARD, J.: Essai de nomenclature phytogéographique. Bull. Soc. Langued. Géogr. *35*, 1912.—Ders.: L'association végétale, unité phytosociologique. Montpellier 1921.—Ders.: Cinq ans de phytosociologie. Montpellier 1922.—Ders.: De la statistique en phytosociologie. Montpellier 1923.—Ders.: Aperçu sociologique sur le phytoplankton marin. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *3*, Festschr. SCHRÖTER, 1925.—Ders.: Remarques sur la nomenclature phytogéographique. Montpellier 1919.—Ders.: Espèces et associations. Montpellier 1920.—Ders.: Les Tendances actuelles de la Phytosociologie. Arch. Bot. *6*, 1927.—Ders.: The present status of the plant association. Bot. Rev. 1935.—Ders.: Eléments de Sociologie végétale, Paris 1935.—Ders.: La nomenclature phytogéographique devant le Congrès d'Amsterdam. Comm. S. I. G. M. A. *46*, 1936.

PAWLOWSKI, B.: Über die Klimaxassoziation in der alpinen Stufe der Tatra. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres 1935.—Ders.: The importance of plant sociology to rational economy in nature. Ochrona Przyrody *19*, 1950.

PAWLOWSKI, B., SOKOLOWSKI, M. und WALLISCH, K.: Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. VII. Die Pflanzenassoziationen und die Flora des Morskie Oko-Tales. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres 1927.

PAWLOWSKI, B. et WALAS, J.: Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czywczyn. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, 1949.

PEARSALL, W. H.: The aquatic and marsh vegetation of Esthwaite water. Journ. of Ecol. *6*, 1917/18.—Ders.: The soil complex in relation to plant communities. 1. Oxydation-reduction potentials in soils. 2. Characteristic Woodland soils. 3. Moorlands and bogs. Journ. of Ecol. *26*, 1938.—Ders.: Le métabolisme azoté dans les plantes. Endeavour *8*, 31, 1949.

PENCK, A.: Versuch einer Klimaklassifikation auf physiographischer Grundlage. Sitz.-Ber. preuss. Akad. Wiss. phys.-math. Klasse *236*, Berlin 1910.

PÉNZES, A.: Über die Morphologie, Dynamik und zönologische Rolle der Sprosskolonien bildenden Pflanzen (Polycormone). Fragm. Flor. et Geobot. *6*, 4, 1960.

PERRIER DE LA BATHIE, H.: La végétation malgache. Ann. Musée Colonial Marseille 1921.

PERTTULA, U.: Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hainwiesen- und Hainfelsenvegetation. Ann. Acad. Sc. Fenn. A, *58*, 1, 1941.

PESOLA, V. A.: Calcium carbonate as a factor in the distribution of plants in Finland. Vanamon Julkaisuja. Osa *9*, 1, 1928.

PEYRONEL, B.: Proposta di un nuovo metodo di rappresentazione grafica della composizione dei Consorzi Vegetali. Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. s. *62*, 1955.—Ders.: Considerazioni sulle micocenosi del suolo e sui metodi per studiarle. Allionia *3*, 1956.—Ders.: Caractérisation des Mycocénoses de Climats et de Milieux divers, et nouvelle méthode pour les représenter graphiquement. Rapp. 6e Congr. Internat. d. la Sc. du Sol, Paris 1956.—Ders.: Fungi isolati dal suolo di un bosco di Abete bianco in Calabria. Allionia *6*, 1960.—Ders.: Fungi del suolo di un bosco di faggio dell'Aspermonte. Allionia *7*, 1961.

PEYRONEL, B. e DAL VESCO, G.: Richerche sulla micoflora di un terreno agrario presso Torino. Allionia *2*, 1955.

PFEIFFER, H.: Labile Gesellschaftsgefüge an einem stratiobotanischen Beispiel. Phyton *9*, 1 et 2, 1960.—Ders.: Über die Bewertung der Geselligkeitszahlen bei pflanzensoziologischen Aufnahmen. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

PFLEIDERER, H.: Kritische Untersuchungen zur Methodik der Transpirationsbestimmung an abgeschnittenen Sprossen. Zeitschr. f. Bot. *26*, 1933.

PHILIPPI, G.: Einige Moosgesellschaften des Südschwarzwaldes und der angrenzenden Rheinebene. Beitr. z. naturk. Forsch. in Südwestdeutschl. *15*, 2. 1956.

PHILIPPIS, A. DE: Classificazioni ed indici del clima in rapporto alla vegetazione forestale Italiana. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 1937.

PHILLIPS, J.: The biotic community. Journ. of Ecol. *19*, 1, 1931.

PHIPPS, J. B. and GOODIER, R.: A preliminary account of the plant ecology of the Chimanimani Mountains. Journ. of Ecol. *50*, 2, 1962.

PICHI-SERMOLLI, R.: Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofioliti dell'alta valle del Tevere (Toscana). Webbia *6*. 1948.

PIDGEON, I. M.: The ecology of the central coastal area of New South Wales. I. II. Proc. of the Linn. Soc. of New South Wales *62*, 5, 6, 1937/38.

PIGNATTI, S.: Introduzione allo studio fitosociologico della pianura Veneta orientale con particolare riguardo alla vegetazione litoranea. Archivio Bot. *28*, *29* (1953), 1954.—Ders.: Associazioni di Alghe marine sulla costa Veneziana. Mem. Ist. Veneto di Sc., Lett. ed Arti *32*, 3, 1962.

PIGNATTI, S. e MENGARDA, F.: Un nuovo procedimento per l'elaborazione delle tabelle fitosociologiche. Lincei Rend. Sc. fis. mat. e nat. *32*, 2, 1962.

PILLICHODY, A.: Von Spät- und Frühfrösten und über Frostlöcher. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen *72*, 2, 1921.

PIRK, W.: Pilze in Moosgesellschaften auf Brandflächen. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *2*, 1950.

PIRK, W. und TÜXEN, R.: 1. Das *Trametetum gibbosae*, eine Pilzgesellschaft modernder Buchenstümpfe. 2. Höhere Pilze in nordwestdeutschen Calluna-Heiden *(Calluneto-Genistetum typicum)*. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *6/7*, 1957.

PIRSON, A. et MOYSE, A.: La plante usine photosynthétique. L'usine Végétale, Genève 1961.

PISEK, A.: Aus dem Leben der Alpenpflanzen. Jahrb. d. Deutsch. Alpenver., 1942-1944.—Ders.: Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus cembra* und *Picea excelsa*. Protoplasma 39, 2, 1950.—Ders.: Zur Kenntnis der Frosthärte alpiner Pflanzen. Die Naturwissenschaften 39, 4, 1952.—Ders.: Immergrüne Pflanzen (einschliesslich Koniferen). En: Handbuch der Pflanzenphysiologie 5. Berlin 1960.

PISEK, A. und CARTELLIERI, E.: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. *75*, 1931-1939.—Dies.: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Ebenda *90*, 2, 1941.

PISEK, A. und SCHIESSL, R.: Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. d. Naturw.-mediz. Ver. in Innsbruck *47*, 1939/46.

PISEK, A. und LARCHER, W.: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protoplasma *44*, 1, 1954.

PISEK, A. und REHNER, G.: Temperaturminima der Netto-Assimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *71*, 4, 1958.

PIWOWAR, A.: Über Maximalböschungen trockner Schuttkegel und Schutthalden. Diss. Zürich 1903.

PLANCHON, J.-E.: Des limites naturels des flores et en particulier de la florules locale de Montpellier. Act. Congr. Sci. Fr., 35e Sess., 1871.

PLANTEFOL, L.: Etude biologique de l'Hypnum triquetrum». Ann. bot. *8*, 1927.

POELT, J.: Moosgesellschaften im Alpenvorland I. Sitzungsber. Österr. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I, *163*, 3, 1954.

POHL, F.: Die Pollenerzeugung der Windblütler. Beih. Bot. Centralbl. *56*, A, 1937.

POKORNY, A.: Über das Wandern der Pflanzen. 1862.

POLI, E.: Relazione sul Simposio internazionale di Biosociologia (Stolzenau-Weser, 20-22 Aprile 1960). Boll. Ist. Bot. Univ. Catania, Ser. 3, *2*, 1961.

POMA, G.: L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophytes. Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg. *8*, 1922.

POMPE, E.: Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. Beih. bot. Centralbl. *60*, Abt. 2, 1, 2, 1940.

POORE, M. E. D.: The use of phytosociological methods in ecological investigations. III. Practical application. Journ. of Ecol. *43*, 2, 1955.—Ders.: IV. General discussion of phytosociological problems. Journ. of Ecol. *44*, 1, 1956.

PORSILD, A. E.: The vascular plants of the Western Canadian Arctic Archipelago. Nat. Mus. Canada Bull. *135*, 1955.—Ders.: Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. Nat. Mus. Canada Bull. *146*, 1957.

PORSILD, M. P.: Gibt es Knöllchenbakterien auf Disko in Grönland? Dansk Bot. Arkiv, 7, *6*, 1930.—Ders.: Alien plants and apophytes of Greenland. Medd. o. Grl. *92*, 1, 1932.

POST, L. VON: The prospect for pollen analysis in the study of the earth's climatic history. New Phytologist *45*, 2, 1946.

PRÁT, S.: Das Aeroplankton neu geöffneter Höhlen. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. II, *64*, 1925.

PRENANT, M.: Adaptation, Ecologie et Biocoenotique, Actualités sc. et industr. Paris 1934.

PRINGSHEIM, E. G.: Phil. Trans. Roy. Soc. London B *232*, 311-342, 1946.—Ders.: Iron bacteria. Biol. Rev. *24*, 1949.

PRIOTON, J.: Les incendies de forêts et garrigues méditerranéennes. Montpellier 1945.

PROHASKA, F.: Das Kugelpyranometer Bellani, ein einfaches Strahlungsmessgerät für biologische und ökologische Untersuchungen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. *57*, 1947.

QUANTIN, A.: L'évolution de la Végétation à l'étage de la Chênaie dans le Jura méridional. Thèse Paris, Comm. S.I.G.M.A. *37*, 1935.

QUASTEL, J. H. and SCHOLEFIELD, P. G.: Biochemistry of nitrification in soil. Bacteriol. Rev. *15*, 1951.

QUERVAIN, A. DE: Die Hebung der atmosphärischen Isothermen in den Schweizer Alpen und ihre Beziehungen zu den Höhengrenzen. Gerlands Beitr. z. Geophys. *6*, 4, 1903.

QUÉZEL, P.: Mission botanique au Tibesti. Inst. Rech. Sah. Mem. *4*, 1958.—Ders.: Contributions à la flore de l'Afrique du Nord, VI. Contribution à la Flore du Sahara. Bull. Soc. d'hist. Nat. d'Afrique du Nord *52*, 1961.—Ders.: De l'application de techniques palynologiques à un territoire désertique. Paléoclimatologie du quaternaire récent au Sahara. Arid Zone Research 20. Les changements de climat. U.N.E.S.C.O., Colloque de Rome 1963.

QUÉZEL, P. et MARTINEZ, CL.: Premiers résultats de l'analyse palynologique de sédiments recueillis au Sahara méridional à l'occasion de la mission Berliet-Tchad. Doc. Scientif. Paris 1962.

QUÉZEL, P. et RIOUX, J. A.: L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de France). Vegetatio *4*, 1953/54.

QUÉZEL, P. et VERDIER, P.: Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux? Vegetatio *4*, 1953/54.

RAABE, E. W.: Über den «Affinitätswert» in der Pflanzensoziologie. Vegetatio *4*, 1953/54.—Ders.: Biozönetik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *8*, 1960.—Ders.: Vegetationskundliche Untersuchungen zum Windschutzproblem in der Umgebung der Jägersburger Heide bei Meldorf. Schrift. d. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein *28*, 2, 1957.

RABELER, W.: Die Tiergesellschaft der trockenen Callunaheiden in Nordwestdeutschland. Jahrb. d. naturhist. Ges. Hannover *94-98*, 1947.—Ders.: Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.—Ders.: Die Tiergesellschaften von Laubwäldern *(Querco-Fagetea)* im oberen und mittleren Wesergebiet. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

RABELER, W. und TÜXEN, R.: Tiersoziologische Kritik am pflanzensoziologischen System. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1955.

RAGONESE, A. E. y CASTIGLIONI, J. A.: Los pinares de *Araucaria angustifolia* en la República Argentina. Bolet. Soc. Arg. Bot. *1*, 2, 1946.

RAGONESE, A. E. y COVAS, G.: La flora halófila del sur de la provincia de Santa Fe (República Argentina). Revista Darwiniana *7*, 3, 1947.

RAMANN, E.: Bodenkunde. Berlin 1911.—Ders.: Bodenbildung und Bodeneinteilung (System der Böden). Berlin 1918.

RAMENSKIJ, L. G., CACENKIN, I. A., CIZIKOV, O. N. und ANTIPIN, N. A.: Die ökologische Schätzung der Weiden nach der Pflanzendecke. Moskau 1956 (en ruso).

RAUH, W.: Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. Bot. Archiv *40*, 1940.

RAUNKIAER, C.: Types biologiques pour la geographie botanique. Bull. Acad. Sc. Danemark 1905.—Ders.: Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Kjöbenhavn 1907.—Ders.: Sur la végétation des alluvions méditerranéennes françaises. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup. 1914.—Ders.: Om Bladstorrelsens Anvendelse i den biologiske Plantegeografi. Bot. Tidskr. *34*, 1916.—Ders.: Formationsstat. Unders. paa Skagens Odde. Ebenda *33*, 1913.—Ders.: Recherches statistiques sur les formations végétales. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. *1*, 1918.—Ders.: Nitratinholdet hos Anemone nemorosa paa forskellige Standpladser. Ebenda *5*, 1926.

RAWLINGS, G. B.: The mycorrhizas of trees in New Zealand forests. N. Z. Forest Research Notes *1*, 3, 1951.

REGEL, K.: Die Lebensformen der Holzgewächse an der polaren Baumgrenze. Sitzungsber. d. nat. Ges. d. Univ. Dorpat *28*, 1921.—Ders.: Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Dorpat 1921.—Ders.: Klimaänderung und Vegetationsentwicklung im eurasiatischen Norden. Österr. Bot. Zeitschr. *96*, 1949.

REHDER, H.: Saugkraftmessungen an mediterranen Immergrünen mit der Schardakow-Methode. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *74*, 2, Comm. S.I.G.M.A. *153*, 1961.
REID, CL. and E.: The pliocene Flora of the Dutch-Prussian border Med. v. d. Rijksopsp. Delft 6, 1915.
REIN, U.: Die pollenstratigraphische Gliederung des Pleistozäns in Nordwestdeutschland. I. Die Pollenstratigraphie im älteren Pleistozän. Eiszeitalter und Gegenwart 6, Oehringen 1955.
REITZ, P. R.: Vegetação da zona marítima de Santa Catarina. Sellowia *13*, 1961.
REMPE, H.: Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubs durch die Luftströmungen. Planta *27*, 1937.
REMY, P.: Sur la faune des feuilles mortes et de l'humus. C. R. Congr. Ass. Fr. Av. Sc., Nancy 1931.
RENAUD, P.: Apiculture et phytosociologie dans les garrigues languedociennes. Ann. Agronom., 1946.
REPP, G.: Ökologische Untersuchungen im Halophytengebiet am Neusiedler See. Jahrb. f. wiss. Bot. *88*, 4, 1939.—Dies.: Die Kupferresistenz des Protoplasmas höherer Pflanzen auf Kupfererzböden. Protoplasma *57*, 1-4, 1963.
REVERDATTO, W. W.: Über einige Begriffe in der Phytosoziologie. Ber. russ. bot. Ges. Abt. v. Tomsk *2*, 1927.
RICEMAN, D. S.: Effect of Zinc, Copper, and Phosphate on subterranean Clover and Lucerne grown on laffer sand near Keith. Council f. Sc. and Ind. Research, Melbourne 1948.
RICHARD, F.: Der biologische Abbau von Zellulose- und Eiweiss-Testschnüren im Boden von Wald- und Rasengesellschaften. Mitt. d. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchsw. 24, B, Diss. E. T. H. Zürich 1945.—Ders.: Über Fragen des Wasserhaushaltes im Boden. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *106*, 1955.
RICHARD, J.-L.: Les forêts acidophiles du Jura. Matér. levé géobot. Suisse *38*, 1961.
RICHARDS, L. A. and WADLEIGH, C. H.: Soil water and plant growth. In SHAW 1952, S. 74-253.
RICHARDS, P. W.: Ecological observations on the rain forest of mount Dulit, Sarawak, I-II. Journ. of Ecol. *24*, 1, 2, 1936.—Ders.: The Bryophyte communities of a Killarney Oakwood. Ann. Bryol. *11*, 1938.—Ders.: Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. I. The structure and floristic composition of the primary forest. Journ. of Ecol. *27*, 1, 1939.—Ders.: The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge 1952.
RICHARDS, S. A.: Soil temperature. In SHAW 1952, S. 304-366, 463-467.
RIGG, G. B.: Evergreenness in Puget Sound Region. Ecology *2*, 1921.
RIOUX, J. A.: De quelques concepts en biocénotique. Bull. Serv. Carte Phyt., B, *3*, 2, 1958.
RIOUX, J. et QUÉZEL, P.: Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémiques des Alpes-Maritimes. Vegetatio *2*, 1, 1949.
RITCHIE, J. C.: A geobotanical survey of Northern Manitoba. Arctic Inst. of North America Tech. Pap. *9*, 1962.
RIVALS, P.: Effets des cyclones sur les arbres à la Réunion. Trav. Labor. forest de Toulouse 5, *1*, 1950.—Ders.: Etudes sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion. Trav. Lab. forest. de Toulouse V, *4*, 2, 1952.
RIVAS GODAY, S.: La geografía botánica en España, durante los años 1939-1946. Vegetatio *1*, 1949.
RIVAS GODAY, S. y CARBONELL, J. B.: Estudio de Vegetación y Flora del Macizo de Gúdar y Jabalambre. Ann. Inst. Bot. A. J. Cavanilles *19*, 1961.
RIVAS GODAY, S. y RIVAS MARTÍNEZ, S.: Estudio y clasificación de los pastizales españoles. Madrid 1963.
ROBINSON, G. W.: Soils, 3rd ed. London 1949.
ROBINSON, G. W. and JONES, J. O.: A method for determining the degree of humification of soil organic matter. Journ. Agr. Sc. *15*, 1921.
ROBOCKER, W. C. and MILLER, B. J.: Effects of clipping, burning and competition on establishment and survival of some native grasses in Wisconsin. J. Range Manag. *8*, 3, 1955.
ROBYNS, W.: La Colonisation végétale des laves récentes du volcan Rumoka (Laves de Kateruzi). Mem. Inst. Roy. Col. Belge, Sect. Sc. nat. méd. *1*, 1, 1932.—Ders.: Over platengroei en flora der kopervelden van Opper Katanga. Nat. Tijdschr. *14*, 1932.—Ders.: Considérations sur les aspects biologiques du problème des feux de brousse au Congo belge et au Ruanda-Urundi. Bull. Inst. Roy. Colon. Belge 9, 2, 1938.
ROI, J.: Les espèces eurasiatiques continentales et les espèces boréo-alpines dans la région méditerranéenne occidentale. Thèse Montpellier. Comm. S.I.G.M.A. *55*, 1937.

ROMELL, L. G.: Sur la règle de distribution des fréquences. Svensk. Bot. Tidskr. *14,* 1, 1920.—Ders.: Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume. Svensk Bot. Tidskr. 1921.—Ders.: Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Meddel. fr. Stat. Skogsförsöksanst. *19,* 1922. Con resumen en alemán. Die Bodenventilation als ökologischer Faktor.—Ders.: Bemerkungen zum Homogenitätsproblem. Svensk Bot. Tidskr. *20,* 4, 1926.

ROMELL, L. G. and HEIBERG, S.: Types of humus layer in the forests of north-eastern United States. Ecology *12,* 1931.

ROTHMALER, W.: Artentstehung in historischer Zeit, am Beispiel der Unkräuter des Kulturleins (*Linum usitatissimum*). Der Züchter *17-18,* 3, 1946.—Ders.: Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. Kompendium der Biologie *1,* Jena 1950.

ROTHSTEIN, A.: The transport of bivalent cations into the yeast cell in relation to potassium and phosphate uptake. Radioisotopes in Scientific Res. *4,* 1, 1958.

ROUSCHAL, E.: Zur Ökologie der Macchien. I. Der sommerliche Wasserhaushalt der Macchienpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. *87,* 2, 3, 1938.

ROUSSIN, N.: L'évolution des théories phytosociologiques en Russie. Vegetatio *1,* 2-3, 1948.

RÜBEL, E.: Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas von Algerien. Vierteljahrsschr. Nat.-Ges. Zürich *55,* 1910.—Ders.: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Englerst bot. Jahrb. *47,* 1912.—Ders.: Vorschläge zur geobotanischen Kartographie. Beitr. z. geobot. Landesaufn. *1,* 1916.—Ders.: Über die Entwicklung der Gesellschaftsmorphologie. Journ. of Ecol. 1920.—Ders.: Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.—Ders.: Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel 3 (Festschr. Schröter), 1925.—Ders.: Lichtklima und Lichtgenuss. Handb. d. biolog. Arbeitsmeth. *11,* 4, 1928.—Ders.: Pflanzengesellschaften der Erde. Bern und Berlin 1930.—Ders.: Geographie der Pflanzen (Soziologie). Handwörterb. d. Naturwiss., Jena, 1933.

RUEHLE, G. F.: Über den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Alpenpflanzen. Diss. Tübingen 1838.

RUFFIER-LANCHE, M. R.: Les froids de février-mars 1956 et leurs effets sur la végétation spontanée. 83e Congrès des Sociétés savantes, 1958.

RUNGE, F.: Windgeformte Bäume an der italienischen Riviera. Met. Rundsch. *10,* 2, 1957. Ders.: Windgeformte Bäume in den Tälern der Zillertaler Alpen. Met. Rundsch. *11,* 1, 1958.—Ders.: Windgeformte Bäume in den Tälern der Allgäuer Alpen. Met. Rundsch. *12,* 3, 1959.

RUSSEL, E. J.: Soil conditions and plant growth, 5th ed. New York and London 1927.

RUSSEL, E. J. and APPLEYARD, A.: The atmosphere of the soil: its composition and the causes of the variation. Journ. Agr. Sc. *7,* 1915.

RUSSEL, L.: To hold this soil. Miscell. Publ. U.S.A. Dept. of Agric. *321,* 1938.

RUSSELL, M. B.: Soil aeration and plant growth. In SHAW 1952, S. 254-302.

SALISBURY, E. J.: Stratification and hydrogen-ion concentration of the soil in relation to leaching and plant succession with special reference to woodlands. Journ. of Ecol. *9,* 1922.—Ders.: The soils of Blankeney Point: a study of soil reaction and succession in relation to the plant covering. Ann. Bot. *36,* 1922.—Ders.: The influence of earthworms on soil reaction and the stratification of undisturbed soils. Linnean Soc. Journ. *46,* 1924.—Ders.: Note on the edaphic successions in some dune soils with special reference to the time factor. Journ. of Ecol. *13,* 1925.—Ders.: The structure of woodlands. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel 3, Festschr. Schröter, 1925.—Ders.: The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. Geograph. Journ. 1926.—Ders.: The biological equipment of species in relation to competition. Journ. of Ecol. *17,* 2, 1929.—Ders.: Causal plant ecology. Vistas in Botany *2,* Exford-London-New York-Paris, 1959.

SALYT, M. S.: Metodika izucenija morfologii i ekologii podzemnoj casti otdel'nych rastenij i rastitel'nych soobscestv (Methods of studying the morphology and ecology of the subterranean part of individual plants and of entire plant communities). Polevaja geobotanika *2,* 1960.—Ders.: Der unterirdische Teil einiger Wiesen-, Steppen- und Wüstenpflanzen und Phytozönosen I. Kraut- und Halbsträuchleinpflanzen und Phytozönosen der Wald-, Wiesen- und Steppenzone. Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, Ser. III: Geobotanika *6,* 1950 (en ruso).

SATCHELL, J. E.: Earthworms and soil fertility. The New Scientist, 14. January, 1960.

SAUER, F.: Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. Arch. f. Hydrobiol. *6,* 1937.

SAURAMO, M.: Die Geschichte der Ostsee. Ann. Acad. Scient. Fenn. A 3. 51, 1958.

Scaetta, H.: Résultats pédo-agronomiques de la Mission Scaetta en Afrique Occidentale française (1937-1939). Rev. Bot. appliquée et agric. trop. *221,* 1940.

Schachtschabel, P.: Die Bestimmung des Manganversorgungsgrades von Böden und seine Beziehung zum Auftreten der Dörrfleckenkrankheit bei Hafer. Zeitschr. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkde. *78,* 1957.

Schade, A.: Über den mittleren jährlichen Wärmegenuss von *Webera nutans* (Schreb.) Hedw. und *Leptoscyphus taylori* (Hook.) Mitt. im Elbsandsteingebirge. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 35, 1917.—Ders.: Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der sächsischen Schweiz. Ebenda *41,* 1924.

Schanderl, H.: Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Gambach. Diss. Berlin, 1930.

Schantz, F.: Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 36, 1, 1918.—Ders.: Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. Ebenda *37,* 1919.

Scharfetter, R.: Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 1909.—Ders.: Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik. Österr. Bot. Zeitschr. *7-9,* 1922.—Ders.: Biographie von Pflanzensippen. Wien 1953.

Schaufelberger, P.: Zur Systematik der Tropenböden. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich *100,* 1955.—Ders.: Grundlagen der Bodenlehre. Ebenda *104,* 2, 1959.

Scheerpeltz, O. und Höfler, K.: Käfer und Pilze. Wien 1948.

Scheffer, F. und Ulrich, B.: Humus und Humusdüngung I. Stuttgart 1959.

Schiemann, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Ergebn. der Biol. Berlin 1943.

Schimper, A. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schlüter, H.: Waldgesellschaften und Wuchsbezirksgliederung im Grenzbereich der Eichen-Buchen- zur Buchenstufe am Nordwestabfall des Thüringer Waldes. Arch. f. Forstwesen *8,* 5, 1959.

Schmid, E.: Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ber. Schweiz. Bot. Ges. *46,* Festband Rübel, 1936.—Ders.: Über einige Grundbegriffe der Biocoenologie. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, 1942.—Ders.: Kausale Vegetationsforschung. Ebenda 1944.—Ders.: Ein Vergleich der Wuchsformen im illyrischen Buchen- und Laubmischwald. Ebenda 1957. Ders.: Vegetationskarte der Schweiz 1:200 000, *1-4,* Bern 1949-1950.

Schmithüsen, J.: Die Wirkungen des trockenen Sommers 1947 als Forschungsaufgabe. Ber. z. deutschen Landeskunde *5,* 1948.—Ders.: Waldgesellschaften des nördlichen Mittelchile. Vegetatio *5-6,* 1954.—Ders.: Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. Vegetatio *9,* 1959-1960. (Véase también addenda.)

Schmitz, W. und Volkert, E.: Die Messung von Mitteltemperaturen auf reaktionskinetischer Grundlage mit dem Kreispolarimeter und ihre Anwendung in Klimatologie und Bioökologie, speziell in Forst- und Gewässerkunde. Zeiss-Mitt. über Fortschritte der technischen Optik. *1,* 8 und 9, 1959.

Schmuziger, A.: Über die Verteilung und den Chemismus der Humusstoffe in den Profilen einiger schweizerischer Bodentypen. Diss. E. T. H. Zürich 1935.

Schnell, R.: Remarques préliminaires sur les groupements végétaux de la forêt dense ouest-africaine. Bull. Inst. franç. Afrique Noire, *12,* 2, 1950.—Ders.: Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale: les groupements et les unités géobotaniques de la Région Guinéenne. Mém. Inst. Franç. Afrique Noire. Mélanges botaniques *18,* 1952.—Ders.: Végétation et Flore de la Région Montagneuse du Nimba. Mém. Franç. d'Afrique Noire. *22,* 1952.

Schofield, R. K.: The pF of water in soils. Trans. 3rd Intern. Congr. Soil Sci. *2,* 1935.

Schouw, J. F.: Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. Berlin 1823.

Schratz, E.: Beiträge zur Biologie der Halophyten III. Jahrb. f. wiss. Bot. *83,* 1, 1936.—Ders.: Beiträge zur Biologie der Halophyten IV. Zeitschr. f. Bot. *31,* 12, 1937.

Schröter, C.: Über pflanzengeographische Karten. Actes du IIme Congrès Intern. de Bot. Bruxelles 1910.—Ders.: Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2. Aufl. Zürich 1923-1926.

Schröter, C. und Kirchner, O.: Die Vegetatio des Bodensees. 2 Teile. Lindau 1896 und 1902.

Schubert, J.: Verdunstungsmessungen an der Küste, im Flach- und Berglande, in Nadel- und Buchenwäldern. Verhandl. d. klimatol. Tagung in Davos. Basel 1925.

Schubert, R. und Klement, O.: Die Flechtenvegetation des Brocken-Blockmeeres. Arch. f. Natursch. u. Landwirtschaftsforsch. *1,* 1, 1961.

Schuurmans Stekhoven, J. M.: Das Frühlingsbild des *Diplotaxidetum erucoidis* Br.-Bl. 1931. Acta Bot. Neerl. *10,* 1961.

SCHWANITZ, F.: Die Entstehung der Kulturpflanzen. Verständliche Wissenschaft *63*, Berlin 1957.
SCHWICKERATH, M.: Das *Violetum calaminariae* der Zinkböden in der Umgebund Aachens. Beitr. z. Naturdenkmalpfl. *14*, 1931.—Ders.: Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördlichen Westdeutschland. Eckert, Aachener Beitr. z. Heimatkunde *13*, 1933.—Ders.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Gruppenmächtigkeit der Assoziation. Englers bot. Jahrb. *68*, 5, 1938.—Ders.: Die Artmächtigkeit. Repert. spec. nov. *121*, 1940.—Ders.: Ausgleich- und Richtungsprinzip als Grundlage der Pflanzengesellschaftslehre. Ebenda *121*, 1940.—Ders.: Die Gruppenabundanz, ein Beitrag zur Begriffsbildung der Pflanzensoziologie. Englers bot. Jahrb. *64*, 1, 1931.—Ders.: Die Landschaft und ihre Wandlung im Bereich des Messtischblattes Stolberg. Aachen 1954.
SEIFRIZ, W.: The plant life of Cuba. Ecolog. Monogr. *13*, 1943.
SELLECK, G. W.: The Climax concept. Bot. Rev. *26*, 4, 1960.
SENDTNER, O.: Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München 1854.
SEREBRJAKOW, I. G.: Ökologische Morphologie der Pflanzen. Moskau 1962 (en ruso).
SERNANDER, R.: Studier over lavarnas biologi. I. Nitrofila lavar. Svensk Bot. Tidskr. *6*, 1912.—Ders.: De nordeuropeiska hafvens växtregioner. Svensk Bot. Tidskr. *11*, 1917.—Ders.: Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Nova Acta Reg. Soc. Upsal. 1927.
SHANBHAG, G. Y.: Some notes on evapo-transpiration, evaporation from soil and transpiration. Ind. Journ. of Met.-Geoph. *8*, 2, 1957.
SHANTZ, H. L. and PIEMEISEL, R. L.: Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effect on vegetation. Journ. of Afric. Res. *11*, 5, 1917.—Dies.: Indicator significance of the natural vegetation of the southwestern desert region. Journ. of Agr. Res *28*, 1925.
SHAW, B. T.: Soil physical conditions and plant growth. New York 1952.
SHOW, S. B. and KOTOK, E. I.: The role of the fire in the California Pine forests. U.S. Dept. of Agric. Bull. 1924.
SHREVE, F.: The vegetation of a desert mountain range as conditioned by climatic factors. Carnegie Inst. *217*, Washington 1915.
SHULL, A.: Correlation of wind flow and temperature with evaporation. Pl. World *22*, 1919.
SIDOROV, L. F.: Development of the vegetational cover in the Pamirs during the postglacial time. Bot. Journ. U.S.S.R. *48*, 5, 1963.
SIEGRIST, R.: Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flussbegleitenden Pflanzengesellschaften. Diss. E. T. H. Zürich. Mitt. d. Aarg. naturf. Ges. 1913.—Ders.: Zur Praxis der physikalischen Bodenanalyse. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich *76*, 1931.
SILLINGER, P. und PETRU, F.: Untersuchungen über die Mikrobiologie und Biochemie des Bodens einiger Waldgesellschaften im Slowakischen Erzgebirge (Slovenské Rudohorie) mit besonderer Berücksichtigung des Fichtenwaldes. Bot. Centralbl. *57*, 1937.
SIMEON, U.: Samenbildung und Samenverbreitung bei den in der Schweiz unterhalb der Waldgrenze wachsenden Pflanzen. Diss. Luzern 1928.
SIMON, T.: Contributions à la connaisance de la végétation du Delta du Danube. Ann. Univ. Sc. Budapest, Sect. Biol. *3*, 1960.
SIMONIS, W.: Der Einfluss verschiedenfarbigen Anzuchtlichtes auf die CO_2-Assimilation und den Farbstoffgehalt von *Helodea canadensis*. Planta *21*, 1, 1938.—Ders.: Beobachtungen zur Ökologie einiger Therophyten in zwei mediterranen Pflanzengesellschaften. Vegetatio *5-6*, 1954.
SIMONNEAU, P.: Note préliminaire sur la végétation des sols salés d'Oranie. Ann. de l'I.N.R.A. *3*, 1953.
SIMPSON, M. J. A. and MOORE, L. B.: Seedling studies in Fescue-tussock grassland. 1. Some effects of shading, cultivation, and frost. New Zeal. Journ. of Sci. Techn. A, *37*, 2, 1955.
SISSINGH, G.: Het exotenvraagstuk en de Plantensociologie, speciaal met het oog op Nederlandsche boschgezelschappen en hun vicarieerende associaties in Amerika. Nederl. Boschb.-Tijdschr. *4*, 1939.—Ders.: Onkruid-Associaties in Nederland. Gravenhage. Comm. S.I.G.M.A. *106*, 1950.—Ders.: Ethologische Synoecologie van enkele Onkruidassociaties in Nederland. Medd. Landbouwhogeschool Wageningen *52*, 6, 1952.
SJÖGREN, E.: Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden). Acta Phytogeogr. Suecica *44*, 1961.
SJÖRS, H.: Myrvegetation i Bergslagen. Diss. Uppsala, Acta Phytogeogr. Suecica 1948.
SKELLAM, J. G.: Studies in statistical ecology I. Spatial pattern. Biometrika *39*, 3-4, 1952.
SKOTTSBERG, C.: The Vegetation in South Georgia. Wissensch. Ergebn. d. schwed. Südpolar-Exped. 1901-1903. Stockholm 1912.—Ders.: A botanical survey of the Falkland Islands. Bot. Ergbn. d. schwed. Exped. nach Patagonien 1913.—Ders.: Die Vegetationsverhältnisse längs der Cordillera de los Andes S. von 4°, s. Br. Bot. Ergebn. d.

schwed. Expedition nach Patagonien 1907-1909. V. Kungl. Svenska Vetenska. Handl. *56,* 1916.—Ders.: Plan communities of the Juan Fernández Islands. Proceed. Intern. Congress of Plant Sciences 1, 1929.—Ders.: Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. Göteb. Kungl. Vet. och Vitterhets-Samhälles Handl., Sjätte Följden, Ser. B *1,* 8, 1941.

SMARDA, J.: The Moss and Lichen communities in Czechoslovakia. Zvlastni otisk 31, Brünn 1947.

SMITH, C. M.: Changed and changing-vegetation. Sc. in New Zealand. Wellington 1957.

SOCHAVA, V., LIPATOVA, V. and GORSHKOVA, A.: A tentative study of the complete productivity of the supperterranean part of the Herbage Cover. Bot. Journ. U.S.S.R. *47,* 4, 1962.

Soil Survey Manual: Agric. Handbook No. 18, U.S. Dept. Agric., Washington, D.C. 1951.

Soil Survey Staff: Soil Conservation Service, U.S. Dept. Agric., Washington, D.C. 1960. Soil Classification. A comprehensive system. 7th approximation.

SOÓ, R. VON: Revue systématique des associations végétales des environs de Kolozsvaar. Acta Geobot. Hung. *6,* 1, 1947.—Ders.: Conspectus des groupements végétaux dans les Bassins Carpathiques. I. Les associations halophiles. Bull. Inst. Bot. Univ. de Debrecen, 1947.—Ders.: Angewandte Pflanzenzönologie und Kartographie in Ungarn. Angew. Pflanzensoziologie, Festschrift Aichinger *1,* 1954.—Ders.: Systematische Übersicht der Pannonischen Pflanzengesellschaften. I/II, u. III. Acta Bot. Hung. 1957-1961.

SÖRENSEN, S. P. L.: Enzymstudien. II. Biochem. Zeitschr. *21,* 1909.

SÖRENSEN, T.: A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on danish commons. Kong. dansk. vidensk. Selskab biolog. Skr. *5, 4,* Kobenhavn, 1948.

SORIANO, A.: El efecto del viento en las plantas. Rev. investig. agric. *7, 3,* 1953.

SOROCEANU, E.: Recherches phytosociologiques sur les pelouses mesoxérophiles de la plaine languedocienne (*Brachypodietum phoenicoidis*). Thèse Montpellier, Comm. S.I.G.M.A. *41,* 1936.

SÖYRINKI, N.: Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenplanzen in der alpinen Vegetatio Petsamo-Lapplands. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo *11* u. *14,* 1938-39.—Ders.: Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayrischen Alpen. I. Spezieller Teil. Die Pflanzengesellschaften und Samenpflanzen der alpinen Stufe des Schachen-Gebietes und ihre Vermehrungsverhältnisse. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo *27,* 1, 1954.

SPRYGIN, G.: Aus dem Gebiete der Pensaer Waldsteppe. I. Die Grassteppen des Gouvernements Pensa. Moskau 1926.

STÄGER, R.: Die Bedeutung der Ameise in der Pflanzengeographie. Mitt. d. nat. Ges. Bern *5,* 1924.

STAMP, D. L.: The areal survey of the Irawaddy Delta forests (Burma). Journ. of Ecol. *13,* 1925.

STARKEY, R. L.: Relations of microorganisms to transformations of sulfur in soils. Soil Sci. *70,* 1950.

STEBLER, F. G. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landw. Jahrb. d. Schweiz *6,* 1892.

STEBLER, F. G. und VOLKART, A.: Der Einfluss der Beschattung auf den Rasen. Landw. Jahrb. d. Schweiz 1904.

STEBUTT, A.: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. Berlin 1930.

STEFUREAC, T.: Recherches synécologiques et sociologiques sur les Bryophytes de la forêt vierge de Slatioara (Bucovine). Ann. Acad. romane Mem. sect. Stiinte 3, *16,* Bucarest 1941.

STEINER, M.: Untersuchungen über die chemische Natur der osmotischen Regulationen bei Salzmarschpflanzungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *52,* 1, 1934.—Ders.: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nord-Amerika. Jahrb. f. wiss. Bot. *81,* 1, 1934.—Ders.: Die Pflanzengesellschaften der Salzmarschen in den nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nord-Amerika. Rep. spec. nov. *81,* C, 1935.

STEPHENS, C. G.: A mapping system for the compilation of a soil map of Australia. A system based on the taxonomy of the great soil groups. Journ. of Aust. Inst. Agric. Ss. *16,* 1950.

STEPHENSON, T. A. and ANNE: The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. Journ. of Ecol. *37,* 2, 1949.

STILES, W.: Permeability. New Phytologist *20-22,* 1921-1923.

STOCKER, O.: Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *41,* 1923.—Ders.: Der Wesserhaushalt ägyptischer Wüsten- und

Salzpflanzen. Jena 1928.—Ders.: Das Halophytenproblem. Ergebnisse der Biologie *3*, 1928.—Ders.: Ungarische Steppenprobleme. Die Naturwissenschaften *17*, 12, 1929.—Ders.: Über die Messung von Bodensaugkräften und ihrem Verhältnis zu den Wurzelsaugkräften. Zeitschr. f. Bot. *23*, 1930.—Ders.: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. I. Jahrb. f. wiss. Bot. *75*, 3, 1931, *78*, 5, 1933, *81*, 3, 1935.—Ders.: Kälte- und dürrefeste Pflanzen. Die Umschau in Wissensch. und Technik 22-20, 1951.—Ders.: Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *67*, 8, 1954.—Ders.: Die Trockenresistenz des Pflanzen. Rapports et Comm. Sect. 11 et 12, 8ème Congrès Intern. de Bot. Paris 1954.—Ders.: Die Dürreresistenz und die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltsfaktoren in: Handbuch der Pflanzenphysiologie 3. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1956.—Ders. Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *70*, 9, 1957.—Ders.: Morphologische und physiologische Bedingungen der Dürreresistenz. Kalium-Symposium 1958.—Ders.: Die photosynthetischen Leistungen der Steppen- und Wüstenpflanzen. En: Handbuch der Pflanzenphysiologie *5*, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960.

STOCKER, O. und KAUSCH, W.: Bodenfeuchte und Tensionsmetermessung. Ber. Dtsch. Wetterd. i. d. U.S.-Zone, *32*, 1952.

STOCKER, O. und VIEWEG, G. H.: Die Darmstädter Apparatur zur Momentanmesung der Photosynthese unter ökologischen Bedingungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *73*, 5, 1960.

STÖCKLI, A.: Der Boden als Lebensraum. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich *91*, 1946.

STOJANOFF, N. und STEFANOFF, B.: Fossile Pflanzenreste aus den Ablagerungen bei Kurilo. Beitrag zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia. Rev. Soc. Géol. bulgare *1*, 3, 1929.

STOKLASA, J.: Über die Resorption der Ionen durch das Wurzelsystem der Pflanzen aus dem Boden. Dtsch. Bot. Zeitschr. *42*, 1924.

STRAUSS, A.: Beiträge zur Pliozän-Flora von Willershausen. Abh. Dtsch. Akad. d. Wiss. Berlin *5*, 1956.

SUCHLANDT, O. und SCHMASSMANN, W.: Limnologische Beobachtungen an acht Hochgebirgsseen der Landschaft Davos. Zeitschr. f. Hydrologie *7*, 1, 2, 1935.

SUKACHEV, V. N.: The correlation between the concept «forest ecosystem» and «forest biogeocoenose» and their importance for the classification of forests. Silva Fennica *105*, 1960.

SUKATSCHEW, W.: Über die Methoden der Phytosoziologie. Englers Bot. Jahrb. Beibl. *135*, 1925.—Ders.: Principles of classification of the spruce communities of european Russia. Journal of Ecol. *16*, 1, 1928.—Ders.: Über einige Grundbegriffe der Phytocoenologie. Bull. Acad. Sc. U.S.S.R. 1934.

SUKOPP, H.: Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *75*, 6, 1962.

SUSPLUGAS, J., PELINARD, J. et CAZOTTES, P.: Pression osmotique; obtention du suc après action de la chaleur et du chloroforme. Bull. Soc. Pharm. Montpellier 1949.

SUZUKI, T.: Die Ergebnisse der palynologischen Untersuchungen in Japan und deren pflanzensoziologische Betrachtung. Jap. Journ. of Ecol. *13*, 2, 1963. (Véase también addenda.)

SUZUKI, T. and HATIYA, K.: The forest vegetation of Izu peninsula. Bull. Tok. Univ. Forests *39*, 1951.

SVESHNIKOVA, V. M.: The character of the water-balance in the plants of desert-Steppe communities. Bot. Journ. U.S.S.R. *48*, 3, 1963.

SZAFER, W.: On the statistics of flowers in plant associations. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, 1927.—Ders.: The Forest and the Steppe in West Podolia. Rozprawy Wydz. matem.-przyr. *71*, 2, 1935.—Ders.: Eine pliozäne Flora in Krocienko am Dunajec. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, 1938.—Ders.: The Pliocene flora of Kroscienko in Poland. I-II. Krakow 1947.

SZAFER, W., PAWLOWSKI, B. und KULCZYNSKI, S.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. I. Teil: Die Pflanzenassoziationen des Chocholowska-Tales. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres. 1923.

SZAFER, W., KULCZYNSKI, S., PAWLOWSKI, B., STECKI, K. und SOKOLOWSKI, M.: Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. III, IV und V. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, B, Nr. Suppl. *2*, 1927.

SZAFER, W. und MITARBEITER: Szata roslinna Polski. Warszawa 1959.

SZYMKIEWICZ, D.: Etudes climatologiques. I-XIII. Acta soc. bot. Pol. I-IV, 1923-1927; XXV-XXVI. Ebenda, 12, 1936; XXVII-XXX. Ebenda 1938.

TADROS, T. M.: The osmotic pressure of Egyptian desert plants in relation to water supply. Bull. Fac. of Sc. Alexandria 7, 1936.—Ders.: The ecological amplitude of *Zygophyllum coccineum* as indicated by its photosynthetic activity under different conditions of light and temperature. Bull. Inst. d'Egypte *27*, 1944-45.

TAGAWA, H.: The evaporation as an environmental factor for the epiphytic mosses in the beech forests. Jap. J. Ecol. *9*, 5, 1959.

TAKAHASHI, K.: Windschaden durch den Taifun am 21. September 1934 in Kyoto (Japan). Ber. Schweiz. Bot. Ges. *46*, 1936.

TALLON, G.: La flore des rizières de la région d'Arles et ses repercussions sur la culture du riz. Vegetatio *8*, 1958-1959.

TAMM, O.: Om skogsjordsanalyser. Medd. fr. stat. Skogsförsöksanst. *13-14*, Stockholm 1917.—Ders.: Bodenstudien zu der Nordschwedischen Nadelwaldregion. Medd. fr. stat. Skogsförsöksanst. *17*, 1920, zit. nach JENNY 1941.—Ders.: Beitrag zur Diskussion über das Ziel und die Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Svensk Bot. Tidskr. *15*, 1921. Ders.: Studier över jordmanstyper och deras förhallande till markens hydrologi i nord-Svenska skogsterränger. Meddel. fr. stat. Skogsförsöksanst. *26*, 1932.—Ders.: Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. Bot. Not. 1948.

TAMM, C. O.: Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb. in relation to tree canopy. Oikos *2*, 1, 1950.—Ders.: Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. Physiol. Plant. *4*, 1951.

TAMM, C. O. and TROEDSSON, T.: An example of the amounts of plant nutrients supplied to the ground in road dust. Oikos *6*, 1, 1955.

TANSLEY, A. G.: The classification of vegetation and the concept of development. Journ. of Ecol. *8*, 2, 1920.—Ders.: Studies of the vegetation of the english chalk. Ebenda *10*, 1922.—Ders.: The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology *16*, 1935. Ders.: Introduction to plant ecology. London 1946.

TANSLEY, A. G. and CHIPP, T. F.: Aims and methods in the study of the vegetation. London 1926.

TATEWAKI, M., TSUJII, T. and UMEZAWA, A.: Tatekawi's iconography of vegetation of the natural forest in Japan. V. The Southern Shikoku District. Res. Bull. Coll. Exp. Forests; Hokkaido Univ. *20*, 2, 1959.

TANTON, A.: La colonisation des roches granitiques de la région de Nioka (Haut-Ituri-Congo belge). Vegetatio *1*, 1949.

TAYLOR, W. R.: Phycology in retrospect and anticipation. Vistas in Botany *2*, Oxford-London-New York-Paris 1959.

TCHAN, Y. T. and WHITEHOUSE, A.: Study of soil algae. II. The variation of the algal population in sandy soils. Proc. Linn. Soc. of New South Wales 1953.

TCHOU, Y. T.: Etudes écologiques et phytosociologiques sur les forêts riveraines du Bas-Languedoc. Vegetatio *1-2*, 1948-1949.

TEODORESCO, E.: Observations sur la croissance des plantes aux lumières de diverses longueurs d'onde. Ann. Sc. Nat. *11*, 211, Bucarest 1929.

TERAO, S.: An ecological note on the calcicolous plants in Japan. Journ. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 2, *9*, 1961.

THELLUNG, A.: Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. Englers bot. Jahrb., Beibl. *116*, 1915.—Ders.: Die Entstehung der Kulturpflanzen. Naturwiss. und Landwirtsch. *16*, 1930.

THIENEMANN, A.: «Limnologie». Eine Einführung in die biologischen Probleme der Süsswasserforschung. Breslau 1926.

THOMAS, A. S.: Changes in vegetation since the advent of Myxomatosis. Journ. of Ecol. *48*, 1960.

THONE, F.: Ecological factors in the region of Starved Rock, Illinois. Bot. Gaz. *14*, 4, 1922. Ders.: Evaporation rates on lock Canyon walls. Bot. Gaz. *4*, 1923.—Ders.: Rainproofing valves for atmometers. Ecology *5*, 1924.

THORNE, D. W. and PETERSON, H. B.: Irrigated soils. Philadelphia and Toronto 1949.

THORNTHWAITE, C. W.: An approach toward a rational classification. Geogr. Rev. 1948.

THURMANN, J.: Essai de Phytostatique. Berne 1849.

TILL, O.: Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. Flora *143*, 1956.

TOBLER, F.: Die Flechten. Jena 1934.

TOMASELLI, R.: Notes sur la végétation des grottes de l'Hérault. Bull. Inst. Bot. Univ. Pavia, 1948.—Ders.: La pelouse à Aphyllanthes (*Aphyllanthion*) de la garigue montpelliéraine. Thèse Montpellier, Comm. S.I.G.M.A. *99*, Atti Ist. Bot. Pavia ser. 5, *7*, 2, 1948.

TOUMEY, J. Wi and STICKEL, P. W.: A new device for taking maximum and minimum soil temperatures in forest investigations. Ecology *6*, 1925.

TRAHMS, O. K. und STOLL, K.: Hydrobiologische und hydrochemische Untersuchungen in den Rügenschen Bodengewässern während der Jahre 1936 und 1937. Kieler Meeresforschungen *3*, 1, 1938.

TRALAU, H. and ZAGWIJN, W. H.: Fossil *Salix polaris* Wahlb. in the Netherlands. Acta Bot. Neerlandica *11*, 4, 1962.

TRANQUILLINI, W.: Die Frosthärte der Zirbe unter besonderer Berücksichtigung autochthoner und aus Forstgärten stammender Jungpflanzen. Forstw. Cbl. *77*, 3-4, 1958.—Ders.: Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO_2-Assimilation. Planta *54*, 1959.—Ders.: Zur Bestimmung der Stoffproduktion aus CO_2-Gaswechselanalysen. In LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

TRAPPE, J. M.: Some probable mycorrhizal associations in the Pacific Northwest. I-III. Northwest Sci. *31*, 4, 1957, *34*, 4, 1960 und *35*, 3, 1961.—Ders.: Fungus associates of ectotrophic mycorrhyzae. Bot. Rev. *28*, 1962.

TRAUTMANN, W.: Natürliche Waldgesellschaften und wärmezeitliche Waldgeschichte am Nordwestrand der Eifel. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel *37*, 1962.

TREGUBOV, S.: Les forêts vierges montagnardes des Alpes Dinariques, Massif de Klekovatch-Guermetch. Etude botanique et forestière, Thèse Montpellier, Comm. S.I.G.M.A. *78*, 1941.

TREGUBOV, V.: Evolution des forêts résineuses des Pré-Alpes de Savoie. Ann. Ecole Nat. Eaux et Forêts *16*, 2, 1959.

TREITZ, P.: Die Alkaliböden des ungarischen Grossen Alföld. Földtam Közlöny *38*, 1908.—La Géographie des sols. Bull. Soc. hongroise de Géogr. *41*, 1914.—Ders.: Preliminary report on the Alkali land investigations in the Hungarian Great-Plain. Publ. Roy. Hung. Geol. Survey, Budapest 1927.

TREPP, W.: Ein Beitrag zu Bonitierungsmethoden von Alpweiden. Schweiz. Landwirtsch. Monatsh. *11*, 1950.

TRESNER, H. D., BACKUS, M. P. and CURTIS, J. T.: Soil microfungi in relatio to the hardwood forest continuum in southern Wisconsin. Mycologia *46*, 3, 1954.

TREUB, M.: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. Jard. bot. Buitenzorg *7*, 1888.

TROCHAIN, J.: Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. Thèse, Paris 1940.

TROELS-SMITH, J.: Karakterisering af lose jordarter (Characterization of Unconsolidated Sediments). Geol. Survey of Denmark *3*, 10, 1955.

TROLL, C.: Termiten-Savannen. Studien zur Vegetations- und Landschaftskunde der Tropen II. Länderkundl. Forsch. Festschr. N. Krebs 1936.—Ders.: Das Pflanzenkleid des Nanga Parbat. Veröff. Deutsch. Mus. f. Völkerkunde, Leipzig 1939.—Ders.: Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Ber. d. Ges. v. Freunden u. Förd. Univ. Bonn 1941.—Ders.: Fortschritte der wisenschaftlichen Luftbildforschung. Zeitschr. Ges. f. Erdkunde 7, 10, Berlin 1943.—Ders.: Strukturböden, Solifluktion und Frostklimate der Erde. Geol. Rundschau *34*, 7-8, 1944.—Ders. Die Formen der Solifluktiond und die periglaziale Bodenabtragung. Erdkunde *1*, 4, 6, 1947.—Ders.: Der Vergleich der Tropenvegetation der Alten und Neuen Welt. Proceed. sev. Int. Bot. Congr. Stockholm 1950.

TRUOG, E., GOATES, R. J., GELOFF, G. C. and BERGER, K. C.: Magnesiumphosphorus relationships in plant nutrition. Soil. Sci. *63*, 19, 1947.

TURESSON, G.: The plant species in relation to habitat and climate. Contr. to the knowledge of genecological units. Hereditas 1925.

TURMEL, J.-M.: Au sujet de *Spartina towsendii*. Bull. Lab. Mar. Dinard *26*, 1944.

TURNAGE, W. V.: Nocturnal surface-soil temperatures, air temperatures and ground inversion in southern Arizona. Monthly Weath. Rev. *65*, 1937.

TURNER, H.: Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. Wetter und Leben *10*, 1-2, 1957.—Ders.: Über das Licht- und Strahlungsklima einer Hanglage der Ötztaler Alpen bei Obergurgl und seine Auswirkung auf das Mikroklima und auf die Vegetation. Arch. Met. Geoph. und Biokl. B *8*, 3-4, 1958.

TURNER, J. S. and WATT, A. S.: The oakwoods (*Quercetum sessiliflorae*) of Killarney, Ireland. Journ. of Ecol. *27*, 1, 1939.

TURRILL, W. B.: Plant geography. Vistas in Botany *2*, Oxford-London-NewYork-Paris 1959.

TUTIN, T. G.: The hydrosere and current concepts of the climax. Journ. of Ecol. *29*, 1941.

TÜXEN, J.: Stufen, Standorte und Entwicklung von Hackfrucht- und Garten-Unkrautgesellschaften und deren Bedeutung für Ur- und Siedlungsgeschichte. Angew. Pflanzensoz. *16*, Stolzena/Weser 1958.

TÜXEN, R.: Die Grundlagen der Urlandschaftsforschung. Nachr. aus Niedersachsens Urgesch. *5*, 1931.—Ders.: Wald- und Bodenentwicklung in Nordwestdeutschland. Hannover 1932.

Ders.: Klimaxprobleme des NW-Europäischen Festlandes. Ned. Kruidk. Arch. *43*, 1933. Ders.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. d. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen *3*, 1937.—Ders.: Die Pflanzendecke Nordwestdeutschlands in ihren Beziehungen zu Klima, Gesteinen, Böden und Mensch. Deutsche Geogr. Blätter *42*, 1939.—Ders.: Aus der Arbeitsstelle für theoretische und angewandte Pflanzensoziologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover. Jahrb. der Naturhist. Ges. zu Hannover 92-93, 1942.—Ders.: Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *2*, 1950.—Ders.: Zur Systematik und Ökologie der Hackfruchtunkraut-Gesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *4*, 1953.—Ders.: Bibliographie der Vegetationskarten Deutschlands. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, 1954.—Ders.: Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *5*, Comm. S.I.G.M.A. *129*, 1955.—Ders.: Experimentelle Pflanzensoziologie. Arch. Soc. «Vanamo» *9, Suppl.* 1955.—Ders.: Bibliographie zum Problem Pflanzensoziologie und Bodenkunde. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 5, 1955.—Ders.: Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angew. Pflanzensoz. *13*, Stolzenau/Weser 1956.—Ders.: Die Schrift des Bodens. Angew. Pflanzensoz. *14*, Stolzenau/Weser 1957.—Ders.: Über Bildung und Vergehen von Pflanzengesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *8*, 1960. Ders.: Gedanken zur Zerstörung der mitteleuropäischen Ackerbiozoenosen. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. *9*, 1962.

TÜXEN, R. und DIEMONT, H.: Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes. Mitt. Nat. Ver. Osnabrück *23*, 1936.—Dies.: Klimaxgruppe und Klimaxschwarm. 88-89. Jahresber. d. Naturhist. Ges. zu Hannover 1937.

TÜXEN, R. und ELLENBERG, H.: Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Methodik der Pflanzensoziologie. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen *3*, 1937.

TÜXEN, R. und PREISING, E.: Grundbegriffe und Methoden zum Studium der Wasser- und Sumpfpflanzen-Gesellschaften. Deutsche Wasserwirtschaft 37, 1, 2, 1942.—Dies.: Erfahrungsgrundlagen für die pflanzensoziologische Kartierung des westdeutschen Grünlandes. Angew. Pflanzensoz. *4*, Stolzenau/Weser 1951.

TÜXEN, R. und Mitarbeiter: Pflanzensoziologie als Brücke zwischen Land- und Wasserwirtschaft. Angew. Pflanzensoz. *8*, Stolzenau/Weser 1954.

UGGLA, E.: Skogsbrandfält i Muddus Nationalpark. Acta Phytogeogr. Suecica *41*, 1958.

ULEHA, W.: Über CO_2- und *p*H-Regulation des Wassers durch einige Süsswasseralgen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1923.

ULMER, W.: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Diss. Innsbruck 1937.

UNGER, F.: Über den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Gewächse. Wien 1836.

UNGERSON, J. und SCHERDIN, G.: Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese und der Atmung unter natürlichen Bedingungen in der Subarktis (Finnisch-Lappland). Ann. Bot. Soc. Vanamo *32*, 7, 1962.

URSPRUNG, A. und BLUM, G.: Zwei neue Saugkraftmessmethoden. Jahrb. f. wiss. Bot. *772*, 1930.

VAN DEN BERGHEN, C.: La Carte des Groupements végétaux de Belgique. Les Naturalistes Belges *30*, 1949.

VAN DER MAREL, H. W.: Tropical soils in relation to plant nutrition. Soil Sci. *64*, 1947.—Ders.: Mineralogical composition of a heath podsol profile. Soil Sci. *67*, 1949.

VAN DIEREN, J. W.: Organogene Dünenbildung. Haag. 1934.

VARESCHI, V.: Pollenanalysen aus Gletschereis. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel 1935.—Ders.: Die Epiphytenvegetation von Zürich (Epixylenstudien II). Ber. Schweiz. Bot. Ges., Festband Rübel *46*, 1936.—Ders.: Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. Planta *40*, 1951.

VARMA, S. C.: On the nature of competition between plants in the early phases of their development. Ann. Bot. *2*, 5, 1931.

VELOSO, H. P.: A vegetaçao no municipio de Ilhéus, Estado da Bahia. I. Estudo sinecologico das areas de pesquisas sôbre a febre amarela silvestre realizado pelo S.E.P.F.A. Mem. Inst. Oswaldo Cruz *44*, 1, 1946.—Ders.: Os grandes climaces do Brasil. I.—Consideraçoes sôbre os tipos vegetativos de regiâo sul. Mem. Inst. Osw. Cruz *60*, 2, 1962.

VELOSO, H. P. e KLEIN, R. M.: As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. III. As associaçoes das Planícies costeiras do quaternário, situadas

entre o Rio Itapocu (Estado de S. Catarina) e a Baía de Paranagul (Estado do Paraná). Sellowia *13*, 13, 1961.

VENEMA, H. J.: Recherches sur le *p*H de la litière de quelques plantes sclérophylles et de quelques profils du sol rouge méditerranéen. Med. van de Landbouwhoogeschool *37*, 2, Wageningen 1933.

VERDIER, P. et QUÉZEL, P.: Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. Vie et Milieu *2*, 1, 1951.

VIENNOT-BOURGIN, G.: Rapport du sol et de la végétation. Premier colloque de la Soc. bot. de France, Paris 1959.

VIERHAPPER, F.: Eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften. Naturwiss. Wochenschr. *20*, 18-19, 1921.—Ders.:. Die Kalkschieferflora in den Ostalpen. Österr. Bot. Zeitschr. 1922.

VILENSKY, D.: Les sols salés, leur origine, leur composition et les méthodes d'amélioration. Moscou 1924.—Ders.: L'école russe de cartographie des Sols. Ac. Sc. Moscou et Léningrad 1945.

VIROT, R.: La végétation canaque. Thèse Fac. Sc. Univ. Paris. Lons-le-Saunier 1956.

VOGLER, P.: Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Diss. E. T. H. Zürich, 1901.

VOLK, O. H.: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. Zeitschr. f. Bot. *24*, 1931.—Ders.: Kalk- und Gipspflanzen, ein Beitrag zu dem Kapitel Boden und Pflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *53*, 9, 1935.—Ders.: Über einige Trockenrasengesellschaften des Würzburger Wellenkalkgebietes. Beih. Centralbl. *57*, B, 3, 1937.—Ders.: Untersuchungen über das Verhalten der osmotischen Werte von Pflanzen aus steppenartigen Gesellschaften und lichten Wäldern des mainfränkischen Trockengebietes. Zeitschr. f. Bot. *32*, 1937.—Ders.: Trockenrasen aus der Umgebung von Pavia; in: Relazione sulla terza escursione fitosociologica internazionale (Pavia, 21-26 luglio 1957). Arch. Bot. e Biogeogr. Ital. *34*, 1-2, 1958.—Ders.: Aus der Ökologie des Lebensraumes im Mittleren Osten. In: R. PARET, Die Welt des Islam und die Gegenwart. Stuttgart 1961.

VOLK, O. M. und BRAUN-BLANQUET, J.: Soziologische und ökologische Untersuchungen an der Auenvegetation im Churer Rheintal und Domleschg. Jahresber. Nat. Ges. Graub. *76*, Comm. S.I.G.M.A. *72*, 1940.

VOLKENS, G.: Die Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.

VORHIES, C:, and TAYLOR, W. P.: The life histories and ecology of jack rabbits, *Lepus alleni* and *Lepus californicus* ssp., in relation to grazing in Arizona. Techn. Bull. *49*, Ariz. Agr. Exp. Stat. 1953.

VOUK, V.: Zur Biologie der Charophyten. Verh. Intern. Ver. f. theoret. u. angew. Limnologie 4, 1929.

VRIES, D. M. DE: Zusammenarbeit der nördlichen und südlichen Schule ist zum Heil der gesamten Pflanzensoziologie unbedingt erforderlich. Rec. Trav. bot. néerland. *36*, 1939. Ders.: Method and survey of the characterization of Dutch graslands. Vegetatio *1*, 1949. Ders.: Botanical composition and ecological factors. Fifth Intern. Grassland Congress 1949.—Ders.: Objective combinations of species. Acta Bot. Neerl. *1*, 4, 1953.—Ders.: Trockenmassenertrag und Bewertung von Dominanzgesellschaften. En LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart 1962.

VRIES, D. M. DE, BÖER, A. DE en DIRVEN, J. G. P.: Waardering van Grasland en beoordeling van bodemeigenschappen op grond van de botanische samenstellin. Landbouwk. Tijdschr. *61*, 5-6, 1949.

VRIES, D. M. DE, with collaboration of BARETTA, J. P. an HAMMING, G.: Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence. Vegetatio *5-6*, 1954.

WAGNER, H.: Influence de la lumière sur la répartition locale des espèces de quelques associations méditerranéennes. Comm. S.I.G.M.A. *62*, 1938.—Ders.: Das *Molinietum coeruleae* (Pfeifengraswiese) im Wiener Becken. Vegetatio *2*, 1950.

WAHLEN, F. T. und GISIGER, L.: Über den Einfluss des Obstbaumbestandes auf Höhe und Qualität des Ertrages von Wiesland und den Nährstoffzustand der Wiesenböden. Landw. Jahrb. d. Schweiz *51*, 1937.

WAKSMAN, S. A.: Humus. Origin, chemical composition, and importance in nature. Baltimore 1936.

WALTER, H.: Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raume in verschiedenen Pflanzengesellschaften. Jahrb. f. wiss. Bot. *68*, 2, 1928.—Ders.: Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Wasserökologie der Pflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *47*, 4, 1929.—Ders.:

Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. (Untersuchungen über den osmotischen Wert) Jena 1931.—Ders.: Ökologische Pflanzengeographie. Fortschr. d. Bot. 1933-1938.—Ders.: Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des Dr. Boss (Swakopmund). Jahrb. f. wiss. *84*, 1936.—Ders.: Pflanzensoziologie und Sukzessionslehre. Zeitschr. f. Bot. *31*, 1937.—Ders.: Die Vegetation Osteuropas, 2. Aufl. Berlin 1943.—Ders.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Einführung in die Pflanzengeographie für Studierende der Hochschulen. I-III. Stuttgart 1949 bis 1950.—Ders.: Der osmotische Wert (die Hydratur) als Indikator der Wasserbilanz von ökologischen Typen in verschiedenen Klimazonen. Proceed. sev. Int. Bot. Congr. Stockholm 1950.—Ders.: Die Klimadiagramme der Waldsteppen und Steppengebiete in Osteuropa. Stuttg. Geogr. Stud. *69* (Lautensach Festschr.) 1957.—Ders.: Höhenstufen und alpine Vegetation in Australien, auf Tasmanien und auf Neuseeland. Ber. Geobot. Inst. der E. T. H. Stift. Rübel *31* (1959) 1960.—Ders.: Über die Bedeutung des Grosswilds für die Ausbildung der Pflanzendecke. Stuttgarter Beitr. z. Naturk. *69*, Okt. 1961.—Ders.: Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung des Wasserhaushalts von Wüstenpflanzen. H. von Wissman-Festschrift, Tübingen 1962.—Ders.: Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Band I. Die tropischen und subtropischen Zonen. Jena 1962.

WALTER, H. und STEINER, M.: Die Ökologie der ostafrikanischen Mangroven. Zeitschr. f. Bot. *30*, 1936.

WALTER, H. und VOLK, O. H.: Grundlagen der Weidewirtschaft in Südwestafrika. Stuttgart/Ludwigsburg 1954.

WALTERS, S. M.: Generic and specific concepts and the European flora. Preslia *34*, 1962.

WALTHER, K.: Ernteerträge und Unkrautgesellschaften. Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem. N. F. *4*, 1953.—Ders.: Kurzer Bericht über das internationale Symposium Pflanzensoziologie-Bodenkunde in Stolzenau/Weser 1956. Vegetatio *8*, 5-6, 1959..

WARDLE, P.: Subalpine Forest and Scrub in the Tararua Range. Trans. Roy. Soc. New Zealand *88*, 4, 1962.

WARMING, E.: Om nogle ved Danemarks kyster levende Bakterier. Vid. Medd. Naturh. for Kjöbenhavn 1875.—Ders.: Om Planterigets Livsformer. Festkr. udg. af Univ. Kjöbenhavn 1908.—Ders.: Die Windfrage. Beibl. Bot. Jahrb. *32*, 1903.

WARMING, E. und GRAEBNER, P.: Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 4. Aufl. Berlin 1933.

WARREN, H.: Untersuchungen über sphagnumreiche Pflanzngesellschaften der Moore Finnlands unter Berücksichtigung der soziologischen Bedeutung der einzelnen Arten. Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn. 55, 1926.

WATT, A. S.: The effect of exclusing rabbits from grassland A (*Xerobrometum*) in Breckland, 1936-1960. Journ. of Ecol. *50*, 1962.—Ders.: The integrity of the water factor. Vegetatio *5-6*, 1954.

WATT, A. S. and FRASER, G. K.: Tree roots and the field layer. Journ. of Ecol. *21*, 2, 1933.

WAUTIER, J.: Biocoenotique. Bull. Soc. Linn. de Lyon *18*, 4, 1949.

WEAVER, J. E.: The quadrat method in teaching ecology. A correlation of the root systems of native vegetation and crop plants. Carnegie Inst. of Washington 1920.—Ders.: Plant production as a measure of environment. Journ. of Ecol. *12*, 1925.—Ders.: Underground plant development in its relation to grazing. Ecology *21*, 3, 1930.—Ders.: Replacement of true prairie by mixed prairie in eastern Nebraska and Kansas. Ecology *24*, 4, 1943.

WEAVER, J. E. and CLEMENTS, F. E.: Plant Ecology. 2. Aufl. New York u. London 1938.

WEAVER, J. E. and THIEL, A. F.: Ecological studies in the tension zone between prairie and woodland. Bot. Survey Nebraska, Bot. Sem. *1*, 1917.

WEAVER, J. E., HANSON, H. C. and AIKMAN, J. M.: Transect method of studying woodland vegetation along streams. Bot. Gaz. *80*, 1925.

WEAVER, J. E. and HIMMEL, W. J.: Relation of increased water content and decreased aeration to root development in Hydrophytes. Plant Physiology *5*, 1930.

WEAVER, J. E. and ALBERTSON, F. W.: Effects of the great drought on the prairies of Iowa, Nebraska, and Kansas. Ecology *17*, 4, 1936.

WEBB, D. A. and HART, A. V.: Contributions towards an understanding of the calcicole and calcifuge habit in some irish plants. Sc. Proc. Royal Dublin Soc. *24* (N. S.), 3, 1945.

WEBER, H.: Einführung in die Theorie der Luftfeuchtigkeitsmessung. Schweiz. Techn. Zeitschr. *26-27*, 1953.

WEINMANN, H.: Effects of grazing intensity and fertilizer treatment on Transvaal highveld. Emp. J. exp. Agric. *16*, 1948.

WEIS, F.: Undersogelser over Jordbundens Reaktion og Nitrifikationsevene. I. Medd. fr. Dansk Skogsfors. Gdn. *4*, 1925.

WELTEN, M.: Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel, *21*, 1944.—Ders.: Die spätglaziale und postglaziale Vegetationsentwicklung der Berner-Alpen und Voralpen und des Walliser-Haupttales. Veröff. Geobot. Inst. Rübel *34*, 1958.

WENDELBERGER, G.: Die Pflanzenwelt des Neusiedler Sees. Umwelt 6, 1947.—Ders.: Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. Denkschr. Österr. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl. *108*, 5, 1950.—Ders.: Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. Angew. Pflanzensoz. Festschr. Aichinger *1*, 1954.

WENT, F. W.: Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg *50*, 1940.—Ders.: Correlation between various physiological processes and growth in the tomato plant. Amer. Journ. of Bot. *31*, 10, 1944.—Ders.: Ecology of desert plants, I-III, Ecology *29*, 3, 1948, *30*, 1, 1949.

WENZL, H.: Bodenbakteriologische Untersuchungen auf Pflanzensoziologischer Grundlage. I. Beih. Bot. Centralbl. *52*, A, 1, 1934.

WESTHOFF, V.: The vegetation of dunes and salt marshes on the dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. Haag 1947.—Ders.: Die Vegetationskartierung in den Niederlanden. Angew. Pflanzensoz., Festschr. Aichinger *2*, 1954.—Ders.: Biotische Factoren. En: «Het milieu van onze gewassen» 1958.—Ders.: The vegetation of Scottish Pine Woodlands and dutch artificial Coastal Pine forests; with some remarks on the ecology of *Listera cordata*. Acta Bot. Neerlandica *8*, 1959.

WESTHOFF, V. en MÖRZER BRUYNS, M. F.: Biosociologie. Jaarb. v. d. Algem. Bond. v. Oudleerlingen v. Inricht v. Middelbaar Landbouwonderwijs, 1944.

WESTHOFF, V., VAN LEEUWEN, C. G., ADRIANI, M. J. en VAN DER VOO, E. E.: Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. Jaarb. Wetensch. Genootschap voor Goeree-Overflakkee. 1961.

WHERRY, E. T.: Soil acidity and a field method for its measurement. Ecology *1*, 1920.—Ders.: Note on specific acidity. Ebenda *3*, 1922.—Ders.: Soil acidity preferences of Earthworms. Ebenda *5*, 1924.

WHITESIDE, E. P.: A proposed system of genetic soil-horizon designations. Soils and Fertilizers *22*, 1-8, 1959.

WHITTAKER, R. H.: The vegetational response to serpentine soils. Ecol. *35*, 1954.—Ders.: Clasification of natural communities. Bot. Rev. *28*, 1, 1962.

WHTTLES, L. C.: The determination of the number of bacteria in Soil. Journ. Agr. Science *19*, 1923.

WIEGNER, G.: Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung. 4. Aufl. Leipzig 1926.

WIERNER, G. und PALLMANN, H.: Anleitung zum quantitativen agrikulturchemischen Praktikum. 2. Aufl. Berlin 1938.

WIESNER, G.: Die Bedeutung der Lichtintensität für die Bildung von Moosgesellschaften im Gebiet von Lunz. Sitzungsber. Österr. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., I. *161*, 8, 1952.

WIESNER, J.: Der Lichtgenuss der Pflanze. Leipzig 1907.

WILLDENOW, C. L.: Grundriss der Kräuterkunde, zu Vorlesungen entworfen. Berlin 1798.

WILLIAMS, C. B.: The logarithmic series and its application to biological problems. Journ. of Ecol. *34*, 1947.

WILMANNS, O.: Zur standörtlichen Parallelisierung von Epiphyten- und Waldgesellschaften. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. *17*, 1, 1958.—Dies.: Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. *21*, 2, 1962.

WISNIEWSKI, T.: Les associations des Muscinées épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Bialowieza, Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, 1929.

WOEIKOF, A.: Der Einfluss einer Schneedecke auf Boden, Klima und Wetter. Geogr. Abhandl. *3*, 3, 1889.

WOHLENBERG, E.: Biologische Kulturmassnahmen mit dem Queller (*Salicornia herbacea* L.) zur Landgewinnung im Wattenmeer. Westküte *1*, 2, 1938.

WOLDSTEDT, P.: Das Eiszeitalter, *1* und *2*, *Stuttgart* 1954 und 1958.—Ders.: Über die Gliederung des Quartärs und Pleistozäns. Eiszeitalter und Gegenwart *13*. Oehringen 1962.

WOLFE, J. N., WAREHAM, R. T. and SCOFIELD, H. T.: Microclimates and macroclimates of Neotoma, a small valley in central Ohio. Ohio biology Survey, Bull. *41*, 8, 1, 1949.

WOLLNY, E.: Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg 1897.

WOOD, J. G.: The relations between distribution, structure and transpiration of arid South Australian plants. Trans. Roy. Soc. South Australia 1924.—Ders.: The selective ab-

sorptio of chlorine ions and the absorption of water by the leaves in the genus *Atriplex*. Austral. Journ. of Exp. Biol. a. Med. Sc. *11*, 1925.

WOODHEAD, T. W.: Ecology of woodland plants. Linn. Soc. Journ. 37, 1906.

WOODWELL, G. M.: Factors controlling growth of Pond Pineseedlings in Organic soils of the Carolinas. Ecol. Monogr. *28*, 1958.

WRABER, M.: Kälteschäden an Mediterrangewächsen des slowenischen Küstenlandes. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. *1957*, 4-5.—Ders.: Die Waldgesellschaft der Fichte und der Waldhainsimse in den slovenischen Ostalpen (*Luzulo silvaticae-Piceetum* Wraber 1953). Slovenska Akad. Razpr. *7*, 1963.

YANO, N.: The subteranean organ of sand dune plants in Japan. Journ. of Sci., Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, *9*, 3, 1962.

YAPP, R. H.: On stratification in the vegetation of a Marsh, and its relation to evaporation and temperature. Ann. of Bot. *23*, 1909.—Ders.: *Spiraea ulmaria* and its bearing on the problem of Xeroromorphy in marsh plants. Ann. of Bot. *26*, 1912.—Ders.: The Dovey Salt Marshes in 1921. Journ. of Ecol. *10*, 1922.—Ders.: The inter-relations of plants in vegetation, and the concept of association. Veröff. d. geobot. Inst. Rübel 3, Festschr. SCHRÖTER, 1925.

YLI-VAKKURI, P.: Tutkimuksia ojitettujen turvenmaiden kulotuksesta. (Untersuchungen über das Absengen als waldbauliche Massnahme auf entwässerten Torfböden.) Acta Forest. Fenn. *67*, 1958.

YOSHII, Y.: Revegation of Volcano Komagatake after the Eruption in 1929. Bot. Mag. Tokyo *46*, 544, 1932.

ZACHAROWA, T. M.: Über den Einfluss niedriger Temperaturen auf die Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1925.

ZAFFANELLA, M. y URIONA, N.: Contribución al conocimiento de la fertilidad de algunos suelos de la región de Concordia, por medio de técnicas analíticas rápidas. I. S. A. Buenos Aires 10, Minist. Agr. y Gass. Buenos Aires 1950.

ZAGWIJN, W. H.: Aspects of the pliocene and pleistocene vegetation in the Netherlands. Medd. van de geol. Stichting C, 3, 1, 1928.

ZAKARYAN, S. F.: Life struggle amidst the sprouts of Salsolas (The report of the work in the year 1929), 1930.

ZARZYCKI, K.: Etude sur la végétation des dunes anciennes en Petite Camargue. Acta Soc. Bot. Pol. *30*, 3-4; Comm. S.I.G.M.A. *158*, 1961.

ZIEMBA, M.: Blütenbiologische Beobachtungen aus den polnischen Ostkarpaten mit Berücksichtigung einiger Pflanzenassoziationen. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, 1, 1931.

ZIMMERMANN, W.: Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. Zur Ökologie und Soziologie der Tiefseepflanzen. Zeitschr. f. Bot. *20*, 1927.—Ders.: Über die Algen des Federseegebietes. En «Der Federsee». 1960.

ZITTI, R.: Recherches sociologiques sur le *Molinietum mediterraneum* de la plaine languedocienne. Comm. S.I.G.M.A. *66*, 1938.

ZLATNÍK, A.: Les associations végétales et les sols du terrain serpentineux près de Mohelno dans la Moravie du Sud-Ouest (Tchécoslovaquie). Bull. intern. Acad. Sc. de Bohême, 1928.

ZOBRIST, L.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des *Schoenetum migrantis* im nordostschweiz. Mittellande. Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz *18*, 1935.

ZOGG, H.: Probleme der biologischen Bodenentseuchung. Schweiz. Landwirtsch. Monatsh. *9-10*, 1953.

ZOHARY, M.: A vegetation map of western Palestine. Journ. of Ecol. *34*, 1, 1947.—Ders.: Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. I. Die antitelechorischen Erscheinungen. Beih. Bot. Centralbl. *56*, A, 1, 1937.—Ders.: The segetal plant communities of Palestine. Vegetatio *2*, 1950.—Ders.: Plant life of Palestine, Israel and Jordan. Chronica Bot. *33*, New York 1962.—Ders.: On the geobotanical structure of Iran. Bull. Research Council of Israel, Sect. D. Bot. *11* D, 1963.

ZOHARY, M. and ORSHAN, G.: Ecological Studies in the vegetation of the Near Eastern deserts. V. The *Zygophylletum dumosi* and its hydroecology in the Negev of Israel. Vegetatio *5-6*, 1954.

ZOLLER, H.: Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsgeschichte der insubrischen Schweiz. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. *83*, 2, 1960.—Ders.: Die kulturbedingte Entwicklung der insubrischen Kastanienregion mit den Anfängen des Ackerbaues im Neolithikum. Ber. Geobot. Inst. der E. T. H. Stift. Rübel *32*, Festschr. E. Schmid (1960)

1961.—Ders.: Die Vegetation der Schweiz in der Steinzeit. Verh. Naturf. Ges. Basel *73*, 1, 1962.

ZOLLITSCH, L.: Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Aziditäts- und Konkurrenzfaktors. Flora oder Allg. Bot. Zeitschr. N. F. *22*, 1927.

ZÓLYOMI, B., JAKUCS, P., BARÁTH, Z. und HORÁNSZKY, A.: Forstwirtschaftliche Ergebnisse der geobotanischen Kartierung im Bükkgebirge. Acta Bot. Hung. *1*, 1955.

ZONNEVELD, I. S.: Bodenbildung und Vegetation im alluvialen Gebiet. Angew. Pflanzensoz. *15*, Stolzenau/Weser 1958.

ZÖTTL, H.: Untersuchungen über das Mikroklima subalpiner Pflanzengesellschaften. Ber. d. Geobot. Inst. Rübel (1952), 1953.

ZOTZ, L. T.: Der Aufbau bronzezeitlicher Grabhügel, ein Kriterium zur Altersbestimmung des Ortsteins und zur Rekonstruktion vorgeschichtlicher Vegetation in NW-Deutschland. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen *2*, 1930.

Addenda

BARKMAN, J. J.: On the ecology of cryptogamic epiphytes with special reference to the Netherlands. Belmontia II. Ecology *2*, 1958.

BHARUCHA, F. R. and SATYANARAYAN, Y.: Calcicolous associations of the Bombay State. Vegetatio *5-6*, 1954.

DANSEREAU, P.: Biogeography, an ecological perspective. New York 1957.

EGGLER, J.: Ein Beitrag zur Serpentinvegetation in der Gulsen bei Kraubath in Obersteiermark. Mitt. Naturw. Ver. f. Steiermark *85*, Graz 1955.

FALÍNSKI, J. B.: Variabilité saisonnière des frontières des phytocénoses. Acta Soc. Bot. Polonia *31*, 2, 1962.

GUINOCHET, M.: Colloque sur la Caryosystématique et la Taxonomie expérimentale. Rev. de Cytol. et de Biologie végétales *25*, 3-4, 1962.

HULTÉN, E.: The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. K. Sv. Vet. Akad. Handl. *7*, 1, Stockholm 1958.—Ders.: The Circumpolar Plants I. K. Sv. Vet. Akad. Handl. *8*. 5, Stockholm 1962.

OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena 1957.

SCHMITHÜSEN, J.: Allgemeine Vegetationsgeographie. Lehrbuch der Allgemeinen Geographie *4*, 2. Aufl. 1961.

SUZUKI-TOKIO: L'Alliance du *Shiion sieboldi*. Vegetatio *5-6*, 1954.

INDICE DE MATERIAS

(El número de la página en *cursiva* indica que se trata de un apartado; un * detrás del número de la página indica una figura)

INDICE DE NOMBRES

DE ESPECIES (VEGETALES Y ANIMALES) Y DE COMUNIDADES VEGETALES

(Los nombres de plantas y animales, así como los de comunidades vegetales, en *cursiva;* un * después del número de la página indica una figura)

J. BRAUN BLANQUET

FITO SOCIOLOGIA

El extraordinario adelanto que se ha producido en lo que va de siglo respecto al conocimiento de la vegetación, ha tenido en el profesor Braun-Blanquet uno de sus impulsores más destacados. Sin su clarividencia y sin el esfuerzo que él ha sostenido durante muchos decenios, la Geobotánica mundial no sería lo que es y probablemente no se hubiera construido el ingente sistema de datos e interpretaciones que constituye el cuerpo de la Fitosociología. En particular la vegetación de Europa y de las regiones próximas se conoce ya en estos momentos con notable profundidad. Si se compara el nivel de conocimientos actual con el que existía a principios de siglo se ve que los separa un abismo. Ello se debe en gran parte a los trabajos de Braun-Blanquet y sus discípulos.

La Fitosociología no debe ser una ciencia meramente enumerativa, sino que ha de orientarse hacia la consecución de una amplia síntesis de conocimientos comprensiva de todos los aspectos de la constitución y funcionamiento de las comunidades vegetales, así como de sus relaciones con el ambiente.

La traducción de la 3.ª edición del tratado fundamental de Braun-Blanquet permitirá a los botánicos profundizar en los criterios metodológicos y contribuirá a crear nuevas líneas de trabajo.

